

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS – UFAM
Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais da Amazônia

**VARIAÇÃO FLORÍSTICA E DIVERSIDADE DE ZINGIBERALES EM
FLORESTAS DA AMAZÔNIA CENTRAL E SETENTRIONAL.**

FERNANDO OLIVEIRA GOUVÊA DE FIGUEIREDO

Manaus, Amazonas

Agosto, 2008

FERNANDO OLIVEIRA GOUVÊA DE FIGUEIREDO

VARIAÇÃO FLORÍSTICA E DIVERSIDADE DE ZINGIBERALES EM FLORESTAS DA AMAZÔNIA CENTRAL E SETENTRIONAL.

Orientador: Dra. Flávia Regina Capelloto Costa

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas, área de concentração em Ecologia.

Manaus, Amazonas

Agosto, 2008

F475 Figueiredo, Fernando Oliveira Gouvêa de
Variação florística e diversidade de zingiberales em florestas da
Amazônia Central e Setentrional/ Fernando Oliveira Gouvêa de
Figueiredo.--- Manaus : [s.n.], 2008.
72 f. : il.

Dissertação (mestrado)-- INPA/UFAM, Manaus, 2008
Orientador : Flávia Regina Capelloto Costa
Área de concentração : Ecologia

1. Zingiberales. 2. Composição florística – Amazônia Central. 3.
Diversidade beta. 4. Gradiente climático. I. Título.

CDD 19. ed. 584.21

Sinopse:

Os efeitos de variáveis espaciais e ambientais nos padrões de riqueza e variação florística de Zingiberales foram avaliados em 170 parcelas distribuídas em 7 sítios de floresta de terra firme na Amazônia Central e Setentrional. A riqueza na escala regional foi afetada pelo clima e pela amplitude de fertilidade nos sítios. Espaço, fertilidade e clima contribuíram nesta ordem de importância para a determinação dos padrões de variação florística. Detectou-se interação entre clima e fertilidade na formação de grupos florísticos.

Palavras chave: diversidade beta; matrizes de distância, ervas de sub-bosque; gradiente climático; fertilidade de solo; ISOMAP; Árvore de Regressão Multivariada; Amazônia; planejamentos de conservação.

Dedico esse trabalho aos meus pais,
Saulo e Iara, à Cami, minha mulher,
pessoas especiais em minha vida.

Agradecimentos

Agradeço à Flávia Costa, minha orientadora, pela paciência, atenção e amizade, e pela orientação de fato.

À minha família, Saulo e Ira, meus pais, que sempre me apoiaram e me amaram, Juliana e Luciano, meus irmãos, e a nova integrante, Cami, minha companheira querida, pela relação de amor que nos une.

Aos financiadores, Cnpq, pela bolsa de mestrado concedida; ao convênio CNPq/PPG7 pelo financiamento das coletas na RBio Uatumã; programa BECA, pela bolsa de auxílio moradia e que financiou a aquisição de livros; ao PPBio, que forneceu apoio financeiro e logístico às coletas de campo e às análises de solo; PDBFF, pelo apoio logístico e financeiro nas coletas de campo realizadas nas suas reservas; e ao programa ARPA, pelo financiamento da alimentação e transporte nas coletas efetuadas na EEIM e PNV; ao INPA, que colaborou com a infra estrutura física durante a realização do mestrado.

À Gabriela Zuquim, pelo apoio fornecido durante todo o projeto, pelo acompanhamento nas primeiras coletas de campo, e principalmente pela amizade.

À Helen Kennedy pela identificação das Marantaceae e a Paul Mass, pela identificação das Heliconiaceae, Costaceae, Strelitziaceae e Zingiberaceae.

À Tânia Pimentel, responsável por coordenar a realização das análises químicas e físicas do solo, e que não poupou esforços para agilizar a realização destas.

Ao pessoal do PPBio, Fabrício, Julio, Ricardo (Alemão) e Ricardo (Saci), que se mostraram altamente solícitos em todas as fases do projeto.

Aos avaliadores do plano, pelas críticas e sugestões, Bruce Nelson e Luis Borda D'Água.

Aos professores Gonçalo Ferraz e Bill Magnusson, pelos ensinamentos valiosos fornecidos no início do Mestrado.

Aos funcionários das Unidades de Conservação, Antônia e Beatriz Lisboa, Iran, Merlucia e filhos, do PNV; Bruno, Andréa, Suiane, Guerreiro e Leonara, da EEIM; Caio e Deaise, da RBU, Roseli, do PDBFF, que forneceram apoio indispensável para realização das coletas de campo.

À Thaise Emílio, pelo apoio nas saídas de campo da BR-319 e disponibilização das informações referentes à região.

Aos auxiliares de campo, Cadu, Davi, Mário, Seu Ayres, Aílton, Joelson, Pena e Gabi Zuquim.

À Coordenadora do Curso Cláudia Keller e às secretárias, Beverly e Rosi, por ajudar a desenrolar as "Burrocracias" do mestrado.

Aos grandes companheiros e companheiras do Mestrado, Cami, Luís, Brasa, Mari, Tico, Pedro e Catu, Mindu, Fabi, Carlos, Karina, Gabi Asmus, Ana "Cala", Murileira, Jusa, Shana e Manu, por serem pessoas com o coração do tamanho da floresta amazônica.

Aos companheiros de moradia, Luis, Brasa, Mari, Tico, Ana, Maia, Pedro e todos os agregados que de certa forma, criaram uma convivência harmoniosa durante estes dois anos, mesmo entre ratos e goteiras.

Aos meus irmãos de coração, Luís, companheiro de aventuras e sócio da finada "canoinha", Brasa e Mari, pelo carinho e amizade sincera.

À Cami, minha eterna companheira e amiga, por estar sempre presente com seu coração mágico.

Enfim, agradeço a todos que ajudaram de forma indireta e diretamente na realização desta dissertação.

*“... plante seu jardim e decore sua alma,
ao invés de esperar que alguém lhe traga flores.”*

Willian Shakespeare

Resumo

O estudo sobre os padrões de diversidade em plantas e seus determinantes avançou bastante nos últimos anos, mas respostas completas para questões como qual a verdadeira relação entre riqueza e produtividade ou quais os principais determinantes da estrutura composicional ainda permanecem controversos. A curva em forma de corcova (“hump-shaped”) obtida na relação entre riqueza e produtividade tem sido um dos padrões mais frequentemente observados em comunidades de plantas, porém com menor frequência na Amazônia. Relações lineares ou falta de relação entre riqueza e produtividade podem ser resultado de amostras distribuídas por apenas parte do gradiente de produtividade. Variáveis climáticas, edáficas e espaciais têm sido indicadas como importantes preditores de variação de composição florística em escala regional, mas com baixo poder de explicação. A baixa capacidade de predição da maior parte dos modelos pode ter pelo menos 3 causas: 1) erros na amostragem, que fazem com que a comunidade seja apenas uma fração da comunidade real; 2) erros na escolha dos preditores, que podem não incluir todas as variáveis de fato moldam a comunidade e 3) erros na análise, que pode assumir modelos incompatíveis com as estruturas biológicas que se quer modelar. Neste trabalho eu tive como objetivos 1) entender como a densidade de espécies e a variação da composição florística de Zingiberales estão relacionadas com fatores espaciais e características do solo e clima, em florestas de terra firme na Amazônia central e setentrional e 2) avaliar se a aplicação do método ISOMAP melhora o desempenho dos modelos de previsão da variação florística. Dados de composição de espécies de plantas da ordem Zingiberales, clima (medido pelo índice de Walsh), fertilidade e textura do solo foram obtidos em 175 parcelas de 250 x 2 m distribuídas em 7 sítios de florestas, cobrindo 800 km ao longo de um eixo norte-sul. Foram utilizadas regressões múltiplas lineares, ISOMAP, regressão múltipla de matrizes de distância e árvore de regressão multivariada para analisar os efeitos das variáveis espaciais e ambientais. Na maior escala (sítios), a densidade de espécies de Zingiberales foi afetada pelo clima, controlando-se a variação da fertilidade do solo de cada sítio. Na escala de parcelas, apenas a fertilidade afetou negativamente a variação da densidade de espécies. O desempenho dos modelos de predição da variação florística com a matriz de dissimilaridade transformada pelo método ISOMAP foi superior aos modelos com a matriz de Sorensen, explicando quase 50% a mais de variação. A distância geográfica foi o preditor mais importante na explicação da variação das distâncias florísticas (54%), seguido pelas diferenças de fertilidade do solo (8,4%) e clima (6,9%).

Como as distâncias climática e geográfica estão altamente correlacionadas neste grupo de dados, é difícil determinar a real causa do padrão florístico. A textura do solo não foi um preditor significativo em nenhum dos modelos, ao contrário do observado em estudos na escala média, o que deve refletir as diferentes relações entre drenagem do solo e topografia nas diferentes regiões analisadas. Uma análise mais detalhada mostrou que a fertilidade determina a formação de grupos florísticos apenas na região de clima úmido, indicando uma interação entre fertilidade do solo e clima. Conclusões: (1) clima e fertilidade do solo podem ser utilizados em modelos preditivos de variação florística espacial na Amazônia brasileira, mas deve-se buscar modelos que reflitam as interações entre estas variáveis; (2) outras formas de medir variáveis ambientais importantes para as plantas, como a drenagem dos solos, devem ser elaboradas para inclusão em novos modelos (3) futuras áreas de estudo devem ser escolhidas com o objetivo de diminuir a alta correlação entre distância climática e geográfica entre os sítios.

Palavras chave: diversidade beta; matrizes de distância, ervas de sub-bosque; gradiente climático; fertilidade de solo; ISOMAP; Árvore de Regressão Multivariada; Amazônia; planejamentos de conservação.

Abstract

The study of plant community structure and its causes has advanced in the last years, but it is far from complete answers to questions such as the relationship between richness and productivity or the main determinants of the compositional structure and the scale in which they act. The hump-shaped curve observed in relationship between richness and productivity is the main pattern found in plant communities, but with less frequency in the Amazon. Linear relationships or the lack of any relationship may result from lack of coverage of the full productivity gradient. Climate, edaphic factors and spatial variables are commonly identified as important predictors of changes in floristic composition at the regional scale, but with low power of explanation. The low predictive power of most models has at least 3 causes: 1) sampling errors, which led to a community representation that is only a fraction of the real community; 2) errors in the choice of predictors, which may not include all relevant variables and 3) analytical errors, by the use of models incompatible with the biological structures under study. In this study, my objectives were 1) to understand the relationships between species density, and the floristic variation of Zingiberales communities, and climate, edaphic factors and spatial features in Central and Northern Amazon *terra firme* forests. 2) to assess whether the application of the method ISOMAP improves the performance of distance matrix models. Composition of Zingiberales, climate (measure by the Walsh index), soil texture and fertility data were acquired in 170 plots (250 x 2 m) distributed over 7 forests sites, covering 800 km along a north-south axis. We used multiple linear regression, ISOMAP, multiple regression of distance matrices and multivariate regression trees to assess the effect of spatial and environmental variables. At the coarse grain, the species density was affected by climate, after accounting for the site variation in soil fertility. At the fine grain, only fertility affected negatively the species density. The total variance explained by the models was twice greater when the dissimilarity matrices were transformed by ISOMAP. No soil texture effect was detected in any analyses. Geographic distance was the main predictor of variation in floristic distances (54%), followed by soil fertility (8,4%) and climate (6,9%). Since climate and geographic distances were highly correlated in this dataset, it is not possible to determine the real cause of the floristic pattern. Soil texture was not a significant predictor in any of the models, contrary to the observed in studies in the mesoscale, and this may reflect different relationships between soil drainage and topography in each region. In a more detailed analysis it was shown that soil fertility determines the formation of different floristic groups only in the region with wetter climates, indicating an interaction between soil fertility and climate.

Conclusions: (1) climate and soil fertility can be used in predictive models of floristic variation in the Brazilian Amazon, but models reflecting the interaction between these variables must be sought; (2) direct measures of key variables, such as soil drainage must be included in future models, and (3) new study sites must be chosen in order to reduce the high correlation between climatic and geographic distances.

Keywords: beta diversity; understory herbs; distance matrix; climate gradient; soil fertility; ISOMAP; multivariate regression tree; Amazonian; conservation planning.

Sumário

RESUMO	viii
ABSTRACT	xi
LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS.....	xii
ARTIGO	1
1 INTRODUÇÃO	2
2 MÉTODOS	6
2.1 Áreas de estudo	6
2.2 Obtenção de dados	9
2.3 Análises de dados	11
2.3.1. Variação na densidade de espécies	12
2.3.2. Redução de dimensionalidade	12
2.3.3. Análise de matrizes de distância	14
2.3.4. Grupos florísticos e interação entre variáveis.....	16
3. RESULTADOS	17
3.1 Variáveis ambientais e autocorrelação espacial	17
3.2 Composição da comunidade de Zingiberales	20
3.3 Densidade de espécies: efeitos de clima e solo	26
3.4 Desempenho do método ISOMAP	28
3.5 Variação florística: efeito das distâncias ambientais, espaciais e método de análise	30
3.6 Interação entre variáveis	34
4 DISCUSSÃO.....	36
4.1 Relação entre densidade de espécies e variáveis ambientais	35
4.2 Variação florística : explicando a variação não explicada.....	38
4.3 Estrutura espacial.....	40
4.4 Interação entre clima e fertilidade do solo.....	41
4.4 Implicações para Conservação	43
5 CONCLUSÃO.....	44
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	46
7 ANEXO.....	53

Lista de tabelas

Tabela 1. Média, desvio padrão e amplitude de variação (entre parênteses) das características ambientais, solo e clima, e coordenadas geográficas. A coluna “Geral” indica os valores para as 175 parcelas. EEIM: Estação Ecológica Ilha de Maracá (30 parcelas); PNV: Parque Nacional do Viruá (23 parcelas); RBU: Reserva Biológica do Uatumã (30 parcelas); PDB: Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (36 parcelas); RFAD: Reserva Florestal Adolpho Ducke (32 parcelas); BRDE: sítio do Denis BR-319 (11 parcelas); BRIG: sítio do Igapó-açu BR-319 (12 parcelas); Textura: soma de % de silte e argila; PAm: pluviosidade anual média; <100 mm: número de meses com menos de 100 mm de chuva; Walsh: índice Walsh.....19

Tabela 2. Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais e espaciais para as 175 parcelas. Ca, Mg e K em mg.kg^{-1} ; SB: soma de Ca, Mg e K; LnSB: logaritmo natural de soma de bases; Areia, Silte e Argila: em percentagem; Textura: soma da percentagem de silte e argila; Walsh: índice de Walsh; Lat: latitude em graus decimais; Long: longitude em graus decimais; *: $0.001 < p < 0.05$; ** $p < 0.001$;.....20

Tabela 3. Número de indivíduos por espécie, abundância total (abT), número de parcelas amostradas em cada sítio (n), densidade de indivíduos por 0.05 ha, número de espécies por sítio e amplitude da variação no número de espécies por sítio.....22

Tabela 4. Modelos que melhor se ajustaram às curvas de acumulação de espécies de cada sítio. O número de espécies foi estimado para um total de 36 parcelas, número máximo de parcelas amostradas em um dos sítios. Todos os modelos e parâmetros foram significativos, com $p < 0.001$. n: número de parcelas; Y: número de espécies observadas; \bar{Y} : número de espécies estimada.....27

Tabela 5. Tabela 5 - Resultado dos 8 modelos de regressão múltipla de matrizes. Grupo 1: matriz de distância florística de Sorensen $d_{ij\text{ SOR}}$; grupo 2: matriz de distância florística de Sorensen transformada pelo método Isomap $k = 3$, $d_{ij}^{(G)}_{k=3}$; a): modelo com variáveis independentes sem transformação; b: modelo com as distâncias do logaritmo natural da soma de bases; c) modelo com o logaritmo natural das distâncias geográficas; d) modelo com a soma de bases e as distâncias geográficas transformadas. O primeiro valor em cada coluna representa coeficiente de correlação linear entre cada variável independente e a matriz de distância florística, r_{iY} ; o valor entre parênteses representa os coeficientes padronizados de regressão parcial, b' ; R^2 : representa o coeficiente de determinação múltiplo de cada modelo; *: $0.01 < p < 0.05$; **: $p < 0.01$31

Lista de figuras

- Figura 1.** Figura 1. Localização geográfica dos 7 sítios e 175 parcelas. 1: EEIM; 2: PNV; 3: RBU; 4: PDB; 5: RFAD; 6: BRDE; 7: BRIG. Escalas em quilômetros9
- Figura 2.** Ordenação ISOMAP em 2 dimensões das 170 parcelas; a) ISOMAP versão com $k = 3$; b) ISOMAP L, versão linear, $k = 169$; Ma: EEIM; Vi: PNV; Ut: RBU; Pd: PDB; Du: RFAD; dE: BRDE; Ig: BRIG.....25
- Figura 3.** Regressão parcial de densidade de espécies (n° de espécies / 0.05 ha) em função de: a) textura do solo (% de argila + silte); b) logaritmo natural da soma de bases (mm.kg^{-1}); $n = 175$26
- Figura 4.** Curva de acumulação de espécies baseado no número cumulativo de parcelas. Rosa = EEIM; laranja: PNV; marrom: RBU; verde: PDB; azul: RFAD; vermelho: BRDE; preto: BRIG.....27
- Figura 5.** Relação parcial entre densidade de espécies estimada e índice de Walsh nos sete sítios de amostragem.....28
- Figura 6.** a) Percentagem de variância explicada em 6 dimensões para os 169 valores de k na ordenação Isomap. As linhas representam cada dimensão; b) Percentagem de variância explicada pela ordenação Isomap $k=3$ (vermelho) e versão linear Isomap $k = n-1$ (azul).....29
- Figura 7.** Correlação entre matriz de distância florística de Sorensen e matriz de distância florística transformada pelo método ISOMAP $k=3$29
- Figura 8.** Correlação entre as matrizes de distâncias antes da ordenação e matriz de distâncias euclidianas das parcelas no espaço ordenado com 3 eixos; a) matriz transformada $k = 3$ b) matriz transformada $k = n - 1$, que corresponde à versão linear.....30

Figura 9. Correlação entre as matrizes de dissimilaridade florística e as distâncias ambientais e geográficas entre pares de parcelas. A primeira coluna refere-se às correlações envolvendo a matriz de dissimilaridade de Sorensen, $d_{ij\text{SOR}}$, e a segunda coluna às correlações envolvendo a matriz de dissimilaridade de Sorensen transformada pelo método ISOMAP_{k=3}, $d_{ij\text{ISO}}$32

Figura10. Distribuição dos resíduos das regressões múltiplas de matrizes dos melhores modelos de cada grupo. a) modelo 1c, Tabela 4; b) modelo 2a, Tabela 4.33

Figura 11. Contribuição relativa do efeito de cada variável nos 8 modelos de regressão múltipla de matrizes. A contribuição relativa é dada pela fórmula $((r_{iY} * b') / R^2) * 100$. Espaço: distâncias geográficas; clima: distâncias do índice de Walsh; fertilidade: distâncias de soma de bases; 1c e 2a: modelos com maior capacidade preditiva foram, Tabela 4.....34

Figura 12. Árvores de regressão multivariada. a) ARM sobre os 3 eixos de ordenação ISOMAP; Wlsh: índice de Walsh; SB: soma de bases em mg.kg^{-1} ; n= número de parcelas em cada nó terminal ; os número abaixo dos nós intermediários representam a redução do erro relativo (ER) na árvore pela variável divisora.....35

Figura 13. Localização dos grupos hierárquicos no espaço ordenado em 2 dimensões; linha vermelha = grupo 1, representado pelas parcelas com índice de Walsh < 8; linha preta = grupo 2, representado pelas parcelas de índice de Walsh > 8; linha verde = grupo 2a, representado pelas parcelas com solo fértil, soma de bases > 232.7 mg.kg^{-1} ; linha azul = grupo 2b, representado pelas parcelas de solo pobre, soma de bases < 232.7 mg.kg^{-1}35

Dissertação de mestrado no formato de artigo científico em língua portuguesa, no formato da revista *Journal of Tropical Ecology**

Varição florística e diversidade de Zingiberales em florestas da Amazônia Central e Setentrional

Padrões de diversidade de Zingiberales na Amazônia

Palavras chave diversidade beta; matrizes de distância, ervas de sub-bosque; gradiente climático; fertilidade de solo; ISOMAP; Árvore de Regressão Multivariada; Amazônia; planejamento de conservação.

Fernando Oliveira Gouvêa de Figueiredo², Flávia Regina Capelloto Costa¹

¹ Coordenação de Pesquisas em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, Av. André Araújo 2936, 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, 69060-001, Manaus, Amazonas, Brasil.

Autor para correspondência: Fernando Oliveira Gouvêa de Figueiredo, e-mail:

nandobio2000@yahoo.com.br

*excetuando-se resumo, agradecimentos e a disposição das figuras e tabelas

1. Introdução

Compreender como variáveis ambientais afetam a distribuição espacial da riqueza e da variação composicional das espécies é um desafio para ecólogos e biogeógrafos, que buscam entender os processos que sustentam a diversidade biológica, e tomadores de decisão, que buscam conservar de maneira eficiente a biodiversidade. O reconhecimento e a descrição de padrões de distribuição da diversidade têm sido o caminho mais comum para inferência sobre processos que controlam a distribuição e abundância das espécies em amplas escalas espaciais e temporais, onde a realização de experimentos manipulativos esbarra em limitações financeiras e éticas (Blackburn e Gaston 2003, Lomolino *et al.* 2005).

Um dos padrões mais consistentes em florestas tropicais de terra firme é a resposta diferenciada das espécies às condições de seca (Swaine 1996, Engelbrecht *et al.* 2005, Engelbrecht *et al.* 2007). Em escalas regionais e continentais, a baixa pluviosidade e a duração da estação seca limitam a distribuição de muitas espécies, gerando um padrão de aumento de riqueza de áreas mais secas para áreas mais úmidas (Gentry 1988, Clinebel *et al.* 1995, ter Steege *et al.* 2003) e um gradiente de mudança florística (Pyke *et al.* 2001, ter Steege *et al.* 2006, Davidar *et al.* 2007). Em escalas locais variações topográficas e de textura do solo interferem na drenagem dos solos (Chauvel *et al.* 1987, Daws *et al.* 2002), criando um gradiente de riqueza e mudança na composição de espécies em escalas locais (Poulsen 1996, Vormisto *et al.* 2000, Valencia *et al.* 2004, Kinnup e Magnusson 2005, Costa *et al.* 2005, Costa 2006, Zuquim *et al.* 2007, Drucker *et al.* 2008). Portanto, em escalas locais (0-10 km), médias (10-100 km), a saturação de água no solo e em escalas regionais (100-5000 km) e continentais (>5000 km) a disponibilidade de água, são apontados como os fatores ambientais mais importantes na estruturação das comunidades de plantas de florestas tropicais.

A disponibilidade de água e a fertilidade do solo afetam positivamente as taxas de reprodução da comunidade de plantas de sub-bosque em florestas neotropicais (Gentry e Emmons 1987). Estes autores sugeriram que estas variáveis devem estar relacionadas com os níveis de produtividade destes ambientes. As possíveis formas da relação entre riqueza, geralmente mensurada como o número de espécies por área (densidade de espécies), e produtividade têm sido amplamente discutidas na literatura (Huston 1980, Tilman e Pacala 1993, Rosenzweig e Abramsky 1993, Abrams 1995, Rosenzweig 1995, Waide *et al.* 1999; Mittelback *et al.* 2001, Pausas e Austin 2001, Chase e Leibold 2003). O padrão comumente

observado entre riqueza de plantas e produtividade tem sido a curva em forma de corcova (Mittelbach *et al.* 2001). Outros padrões, como relação negativa, positiva, em forma de “U” e mesmo a ausência de relação entre riqueza e produtividade também foram observados, porém com menor frequência, considerando-se diferentes ambientes. A maioria dos mecanismos sugeridos para explicar a curva em forma de corcova é baseada em modelos envolvendo interações competitivas entre as espécies. No entanto, estes mecanismos são também capazes de gerar uma relação positiva entre produtividade e riqueza, além de existirem outras explicações não relacionadas aos modelos de competição (Abrams 1995). Em florestas da Amazônia, a fertilidade do solo pode afetar positivamente (Gentry 1998, Clinebel *et al.* 1995, Duivenvoorden *et al.* 1996, Costa 2006) ou negativamente (Tuomisto *et al.* 2002) a riqueza de plantas. A ausência de qualquer relação também foi encontrada (Costa 2006) e a curva em forma de corcova ainda não foi observada. A divergência dos resultados parece estar associado com a escala de estudo (Waide *et al.* 1999, Mittelbach *et al.* 2001, Whittaker *et al.* 2001) com o tamanho do gradiente analisado (Pausas e Austin 2001) e com o grupo taxonômico em questão (Tuomisto *et al.* 2002, Costa 2006).

Apesar dos resultados contraditórios observados para relação riqueza - fertilidade, a relação entre a fertilidade do solo e a variação da composição florística é mais robusta. Muitos autores defendem que as variações florísticas em florestas de terra firme na Amazônia estão associadas em maior grau com a fertilidade do solo, tanto em escalas regionais (Tuomisto *et al.* 1995, Tuomisto e Poulsen 1996, Tuomisto *et al.* 2003, Phillips *et al.* 2003, ter Steege *et al.* 2006) como locais (Clark *et al.* 1999, Vormisto *et al.* 2000, Jones *et al.* 2006, Poulsen *et al.* 2006). No entanto, em florestas tropicais da Amazônia Central, o fator mais importante na diferenciação florística de plantas parece ser a textura do solo, associada ou não a topografia (Ribeiro *et al.* 1999, Costa *et al.* 2005, Kinupp & Magnusson 2005, Carvalho 2006, Sousa 2006, Zuquim *et al.* 2007).

Segundo o modelo de nicho, variações na composição de espécies podem ser explicadas somente em função de condições ambientais e competição (McArthur 1972). As espécies teriam conseguido acessar todas as manchas de habitat com condições apropriadas e o tempo foi suficiente para que interações competitivas as organizassem ao longo dos gradientes ambientais (Nekola & White 1999). Esta hipótese, também denominada de determinismo ambiental, prevê que duas áreas com condições ambientais semelhantes devem ter composição de espécies mais similar que duas áreas com maiores diferenças ambientais (Tuomisto & Ruokolainen 2006).

Uma hipótese alternativa para explicar os padrões de mudança florística em floresta tropical, ou diversidade beta, é fornecida pela teoria neutra de Hubbell (2001). No seu modelo o ambiente é considerado homogêneo e as espécies da comunidade são consideradas como equivalentes, pois todas têm a mesma probabilidade per capita de dispersar, se reproduzir e morrer. A composição flutua em função de processos estocásticos como extinção, imigração e especiação, e devido à limitação de dispersão (Hubbell *et al.* 1999), a variação na composição é autocorrelacionada espacialmente (Hubbell 2001). Uma das previsões do modelo neutro é que, quanto menor a distância espacial entre dois locais, maior será a similaridade florística entre eles. As hipóteses determinista e neutra não são mutuamente excludentes e a importância dos processos determinantes dos padrões de diversidade parece depender da escala de observação (Shmida e Wilson 1985, Hubbell 2001, Condit *et al.* 2002), e dos níveis de variação dos fatores ambientais (Duque *et al.* 2001).

Os estudos sobre a variação florística e os fatores que a afetam representam a base para a aplicação de algoritmos para a seleção de áreas prioritárias para a conservação, baseados no princípio da complementaridade (Faith & Walker 1996) e na construção de mapas de vegetação (Thessler *et al.* 2005). No entanto, um fato comum a grande parte dos estudos com diversidade beta é a observação de uma alta variabilidade dos dados que permanece sem explicação. Isso pode ser devido a algum fator importante não medido no estudo, adequação da escala espacial (Weins 1989), erros de protocolos na obtenção de dados ou à limitação dos métodos de análise empregados (Faith & Ferrier 2002).

Um dos métodos de análise utilizados na avaliação de padrões de diversidade beta consiste na ordenação direta (CCA, RDA) ou indireta (PCA, CMDS, NMDS) onde os eixos reduzidos de ordenação são relacionados com gradientes ambientais (McCune & Grace 2002, Magnusson & Mourão 2003). A eficiência dos métodos de ordenação indireta em reduzir a dimensionalidade de dados ecológicos está baseada na manutenção da relação linear ou ordinal da diferença da composição (DC) em função da distância ecológica (DE) entre os locais (De'ath 1999). Os índices de associação, como por exemplo índice de Jacard, Sorensen e Bray-Curtis, empregados em métodos como CMDS (Escalonamento Multidimensional Clássico, ou Análise de Coordenadas Principais) ou NMDS (Escalonamento Multidimensional Não Métrico) têm mostrado eficiência em manter a relação linear ou ordinal entre DC-DE (Minchin 1987), quando a diversidade beta é moderada. Estes índices têm a propriedade de assumir valores constantes e máximos, tipicamente igual a 1, quando dois locais não apresentam pelo menos uma espécie em comum (Faith *et al.* 1987). No entanto, em regiões

com longos gradientes ecológicos, muitos pares apresentarão valor 1, independente da distância ecológica que os separam, gerando uma relação curvilínea entre DC-DE. Quando a relação é fortemente curvilínea, os métodos de redução de dimensionalidade tendem a criar uma estrutura em forma de ferradura, conhecida como efeito de arco, aproximando, no espaço reduzido, os locais que estão no extremo do gradiente ecológico. Portanto, os índices tendem a subestimar a distância composicional, o que leva a uma ineficiência dos métodos de ordenação em representar as relações de semelhança entre os locais no espaço reduzido (De'ath 1999).

Alguns métodos têm sido propostos para contornar essa e outras fontes de não linearidade nos dados (Williamson 1978, Bradfield e Kenkel 1987, De'ath 1999, Tenenbaum *et al.* 2000). O método proposto por Tenenbaum *et al.* (2000), denominado de ISOMAP (Mapeamento de Características Isométricas) tem sido indicado como um método promissor na análise multivariada de dados ecológicos com estruturas não lineares (McCune & Grace 2002, Mahecha *et al.* 2007, Mahecha e Schmidtlein 2007). O método consiste em transformar as distâncias originais da matriz de dissimilaridade florística, calculadas a partir de qualquer índice de dissimilaridade, em distâncias baseadas na soma das distâncias de k vizinhos mais próximos. Sobre esta matriz transformada aplica-se CMDS e obtêm-se as coordenadas dos locais no espaço reduzido. Em paisagens com alta diversidade beta, a distância entre dois locais que não compartilham qualquer espécie será dada em função da soma das distâncias entre um ou mais vizinhos próximos que apresentam espécies em comum com os dois locais.

Outra forma de análise da diversidade beta consiste na regressão linear de matrizes de distâncias, método derivado do teste de Mantel (Legendre *et al.* 2005, Lichenstein 2007, Tuomisto & Ruokolainen 2007). Dois tipos de não linearidade afetam o desempenho dos modelos de regressão de matrizes: (i) a relação curvilínea observada entre a dissimilaridade composicional e a distância ecológica, quando se aumenta esta última (De'ath 1999, Ferrier *et al.* 2007), mesmo problema encontrado pelos métodos de ordenação; (ii) a variação da taxa de mudança composicional ao longo do gradiente ecológico (Ferrier *et al.* 2007). Se a matriz de dissimilaridade transformada pelo método ISOMAP busca reconstruir estruturas não lineares na matriz de dissimilaridade, porque não utilizá-la como matriz resposta nos modelos de regressão múltipla de matrizes? Esta abordagem foi testada no presente estudo.

Os objetivos gerais deste trabalho foram avaliar (1) o desempenho do método ISOMAP como método de análise de variação florística e (2) como a densidade de espécies e a variação da composição florística de Zingiberales estão relacionadas com fatores ambientais

e espaciais, em 175 parcelas de floresta de terra firme na região Centro-Amazônica. Proponho-me a responder as seguintes questões: (i) A fertilidade, textura do solo e o clima afetam a densidade de espécies de Zingiberales em florestas da região Centro-Amazônica? (ii) Qual é a importância relativa de fatores ambientais e espaciais na determinação dos padrões de variação florística em escala regional? (iii) A fertilidade e textura do solo, considerados preditores importantes da diversidade beta em mesoescala, são importantes quando analisados em um contexto regional? (iv) Existe interação entre as variáveis ambientais e em que ponto do gradiente elas provocam uma maior mudança na composição? (v) É possível aumentar o poder de explicação dos modelos de matrizes de distância florística através da transformação da matriz de dissimilaridade florística pelo método de k vizinhos próximos (ISOMAP)?

Para responder estas questões, utilizei o grupo de plantas da ordem Zingiberales, ervas terrestres monocotiledôneas. Na Amazônia Ocidental, a utilização de grupos taxonômicos específicos (pteridófitas e melastomatáceas) ao invés de grandes grupos funcionais (árvores) têm sido uma forma eficiente, mais rápida e menos custosa de acessar padrões fitogeográficos regionais e testar hipóteses ecológicas (Ruokolainen *et al.* 1997, Tuomisto *et al.* 2003, Higgins & Ruokolainen *et al.* 2004, Ruokolainen *et al.* 2007). Na Amazônia Central, palmeiras (Sousa 2007) e ervas terrestres (Costa *et al.* 2005, Carvalho 2006, Costa 2006, Zuquim *et al.* 2007, Drucker *et al.* 2008) tem sido utilizadas para explorar padrões de variação florística e riqueza em mesoescala. Dentre as ervas terrestres, a ordem das Zingiberales, por ser um grupo com alta riqueza e abundância em florestas da Amazônia Central, tem sido apontada como um grupo potencial para avaliar padrões regionais fitogeográficos (Costa *et al.* 2005).

2. Métodos

2.1 Áreas de estudo

Foram amostrados sete sítios de floresta de terra firme. Dois situados na região setentrional, Estação Ecológica Ilha de Maracá e Parque Nacional do Viruá, e 5 na região central, Reserva Biológica do Uatumã, Reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, Reserva Florestal Adolpho Ducke e BR 319 (dois sítios) (Figura 1a).

Estação Ecológica Ilha de Maracá (EEIM) – Com 112.000 ha de área e contornada pelo rio Uraricoera, a ilha fluvial de Maracá localiza-se na porção setentrional do Estado de Roraima (3.40°N - 61.47°W) e é composta predominantemente por Floresta Ombrófila Estacional (IBGE 2004). A ilha encontra-se na transição do Planalto de Arenito com Escudo Cristalino das Guianas (Sombroek 2001). A altitude varia de 80 a 200 m e os solos são na sua maior parte podzólicos vermelho-amarelos e latossolos. A vegetação da ilha é composta principalmente por floresta sempre-verde ou semidecídua de dossel fechado e estrutura bem desenvolvida, com manchas dominadas por *Peltogyne gracilipes*, árvore leguminosa de grande porte. Podem ocorrer em certos trechos ruptura da formação florestal por manchas de savana mal-drenada e trechos de brejo com vegetação herbácea (Milliken & Ratter 1998). A média anual da temperatura varia de 26-27°C e a precipitação de 1900-2000 mm com 6 a 7 meses de estação com menos de 100 mm (Sombroek 2001).

Parque Nacional do Viruá (PNV) – Localizado no município de Caracaraí no estado de Roraima (1.45°N - 61.00°W), a reserva encontra-se nas Planícies Arenosas do Rio Branco (Sombroek 2001). A reserva é composta por um mosaico de campinas, campinaranas e formações florestais densas cobrindo uma área de 227.000 ha, sendo a vegetação denominada de Campinarana Florestada (IBGE 2004). A área de estudo dentro da reserva apresenta áreas planas de solos arenosos e mal drenados entre trechos de florestas sobre solos argilosos. A altitude varia de 40 a 340 m. A precipitação média anual varia de 2200 a 2440 mm com 4 meses consecutivos contendo menos de 100 mm de chuvas, dezembro a fevereiro (Sombroek 2001).

Reserva Biológica do Uatumã (RBU) – Localizada a cerca de 120 km a norte de Manaus (1.80°S - 59.25°W), a reserva está caracterizada como Floresta Ombrófila Densa Submontana (IBGE 2004) com altitude variando de 80 a 160 m. A reserva abrange cerca 942.786 ha e está em uma área de contato entre a Formação Barreiras e um conjunto de formações do Paleozóico (Iron 1978). A temperatura média anual é cerca de 27°C, variando de 38°C a 20,5°C. A média anual de precipitação é de 2370 mm, com nenhum mês com menos de 100 mm de chuva (IBAMA, Sombroek 2001).

Reserva Florestal Adolpho Ducke (RFAD) – Localizada a 26 km ao norte de Manaus (2.90°S - 59.90°W), a reserva constitui uma área de 100 km² de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (IBGE 2004) com altitude variando de 30 a 110 m. A média anual de temperatura é cerca de 26°C e média anual de precipitação de 2362 mm, com 2 meses apresentando menos de 100 mm de chuvas (Sombroek 2001). Os solos são derivados de

sedimentos marinhos do Terciário da formação Barreiras (Iron 1978). Existe uma variação contínua de latossolos argilosos sobre platôs tornando-se arenosos à medida que aumenta a inclinação e diminui a altitude (Chauvel *et al.* 1987).

Reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDB) – Localizadas à cerca de 60 km ao norte de Manaus (2.40°S - 59.85°W), as reservas do PDB representam trechos de florestas tropicais com estrutura, clima e solos semelhantes à floresta da RFAD e mesma formação geológica. A altitude varia de 70 a 160m. As três reservas utilizadas neste estudo, reserva do Km 41 (R41), Cabo Frio (RCF) e Gavião (RG), representam trechos de floresta contínua dentro de uma área de 500.000 ha pertencentes ao projeto.

BR 319 – Dois sítios foram instalados em um trecho de Floresta Ombrófila de Terras Baixas (IBGE 2004) no interflúvio Purus - Madeira, próximo à rodovia BR 319 que liga Manaus a Porto Velho. O primeiro sítio denominado de Denis (BRDE) foi montado próximo ao km 220 da rodovia (4.40S - 60.95W). O segundo denominado de Igapó - Açú (BRIG), está localizado em torno do km 260 (4.60°S - 61.25°W). A região pertence à Formação Solimões, constituída por sedimentos do Pleistoceno (Brasil 1978). A geomorfologia da região é caracterizada pela ocorrência de grandes interflúvios tabulares com topografia plana (Brasil 1978) e altitudes variando entre 30 e 50 metros. A presença de micro-relevo com variações de altitude entre 1 e 3 metros é bastante freqüente e favorece a formação de poças temporárias no local. A altura do dossel é de aproximadamente 40 metros e palmeiras são um elemento constante no sub-bosque (observação pessoal). A pluviosidade anual média é cerca de 2200 mm, com um mês recebendo menos de 100 mm de chuvas (Sombroek 2001).

Em geral, os solos de todos os sítios podem ser considerados ácidos, com o pH variando de 3.9 a 5.3 (Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio, <http://ppbio.inpa.gov.br/Port/dadosinvent/>).

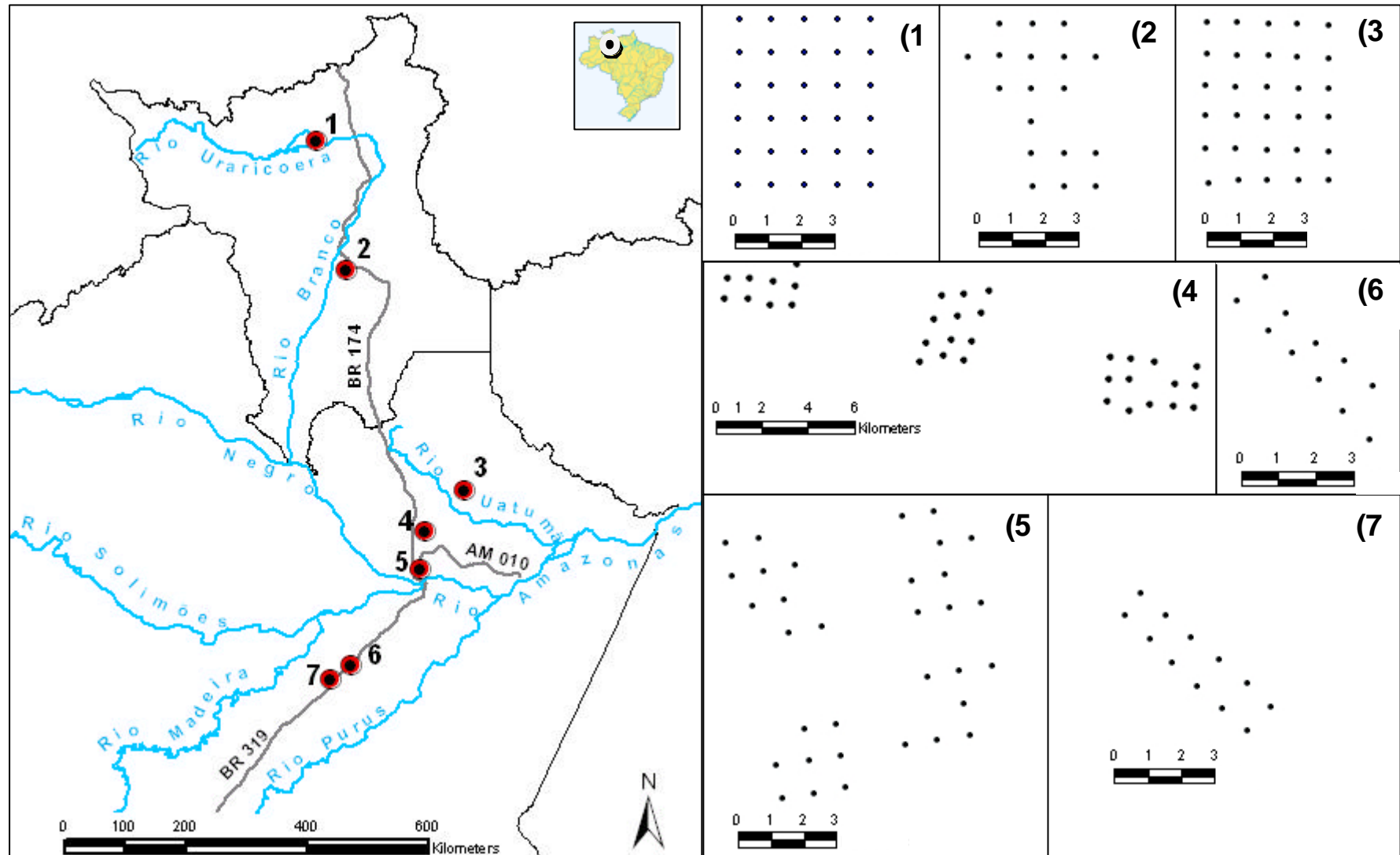


Figura 1. Localização geográfica dos 7 sítios e 175 parcelas. 1: EEIM; 2: PNV; 3: RBU; 4: PDB; 5: RFAD; 6: BRDE; 7: BRIG. Os pontos em preto nas seções numeradas representam as parcelas; escalas em quilômetros.

2.2 Obtenção de dados

Foram amostradas 175 parcelas em 7 sítios de floresta: 30 na EEIM, 23 no PNV, 30 na RBU, 36 nas reservas do PDB, 32 na RFAD, 11 no BRDE e 12 no sítio BRIG (Figura 1b). As parcelas foram instaladas em trechos de florestas com solos bem drenados, passando por trechos de transição entre florestas e formações abertas, áreas com afloramentos rochosos, margens de igarapés e áreas com solos encharcados e mal drenados. Em todos os sítios foi usado o protocolo RAPELD de amostragem (Magnusson *et al.* 2005), mantendo-se a distância mínima de 1 km entre parcelas. Todas as parcelas possuem a mesma dimensão, 250 x 2m, com o maior eixo da parcela seguindo as curvas de nível do terreno. Em florestas da Amazônia Central foi demonstrada a forte correlação entre características físicas do solo e posição na topossequência (Chauvel *et al.* 1987, Luizão *et al.* 2004, Mertens 2004). Desta forma, as parcelas instaladas ao longo de curvas de nível minimizam a variação interna quanto às características de solo (Magnusson *et al.* 2005).

Com exceção da RFAD, a amostragem da comunidade de Zingiberales foi conduzida entre os meses de dezembro de 2006 e setembro de 2007, sempre pelo mesmo observador. Foram registradas a presença e abundância de todas as espécies de Zingiberales enraizadas dentro das 175 parcelas. Indivíduos menores que 5 cm de altura foram desconsiderados na amostragem. Como algumas espécies possuem reprodução clonal, foram considerados como indivíduos diferentes os grupos de caules ou folhas que estivessem a uma distância superior a 20 cm de outro grupo. Os indivíduos foram identificados em campo quando possível ou agrupados em morfotipos. Monografias, floras e guias de campo foram utilizados para auxiliar na identificação das espécies (Andersson 1977; Kennedy *et al.* 1988; Hagberg 1990; Martínez 1997; Anderson *et al.* 1997; Andersson 1997; Maas & Mass-van de Kramer 1997a, 1997b; Souza & Forzza 1999, Lleras & Cruz 2005). *Vouchers* das espécies e morfotipos foram coletados e enviados para Helen Kennedy, especialista em Marantaceae, e Paul Mass, especialista no restante das famílias. As plantas estão depositadas no herbário do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) no herbário da Universidade Columbia Britânica (UBC), Canadá e no Herbário Nacional da Holanda (NHN), Universidade de Utrecht. Os dados de composição de Zingiberales da RFAD foram obtidos do banco de Costa *et al.* (2005) ((Programa de Pesquisa em Biodiversidade - PPBio, <http://ppbio.inpa.gov.br/Port/dadosinvent/>)).

Os dados de solo foram obtidos do banco de dados do PPBio (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/dadosinvent/>). As amostras de solo foram coletadas na profundidade de 0-5 cm, com exceção das parcelas do PNV, para o qual a coleta foi feita de 0-15 cm e RFAD, 0-3 cm. As coletas foram feitas após a remoção da camada de folhas, em 6 pontos a cada 50 m ao longo da parcela e homogêneas para gerar uma única amostra composta por parcela. Antes das análises, o solo foi seco ao ar e peneirado em malha de 2 mm. As análises de granulometria e bases trocáveis foram feitas pelo laboratório Temático de Solos e Plantas do Departamento de Agronomia do INPA, aos cuidados da MSc Tânia Pimentel. Partículas entre 2.00 e 0.05 mm de diâmetro foram classificadas como areia, entre 0.05 e 0.002 mm, silte, e menores que 0.002 mm, argila. A variável “textura” foi representada pela soma das percentagens de silte e argila. Ca^{++} e Mg^{++} trocáveis foram extraídos por KCL 1N e Na^{++} e K^{++} foram extraídos com solução de Mehlich (Nelson *et al.* 1953). Todos nutrientes foram determinados por Espectrofotometria de Absorção Atômica. Na^{++} não foi incluído na soma de bases trocáveis por suas quantidades terem sido pequenas demais para serem detectadas pelo espectrofotômetro. Devido à maior profundidade de coleta, as amostras do PNV sofreram uma correção quanto aos valores de soma de bases. Com base nas amostras de solo de EEIM, que continham duas profundidades de coleta, de 0-5 cm e de 0-15 cm, observou-se que as amostras coletadas na profundidade (0-5 cm) continham uma concentração de bases em média 22 vezes maior que as amostras coletadas em 0-15 cm. Portanto as amostras de Viruá foram corrigidas por este coeficiente de 2.2. A soma de bases trocáveis (Ca^{++} , Mg^{++} , e K^{++}) foi usada para representar a fertilidade do solo, usando unidades de miligramas de ions por kg de solo.

O índice de Walsh (Walsh 1996) foi utilizado como variável climática nas análises. O índice integra efeitos de pluviosidade anual e sazonalidade. Para cada mês com mais de 200 mm de chuva atribui-se +2 pontos; + 1 ponto para cada mês com pluviosidade entre 100 e 200mm, -1 ponto para cada mês com pluviosidade variando entre 51 e 100 mm e -2 pontos para cada mês com menos de 50 mm de chuva. Somam-se todos os pontos para os 12 meses do ano. Adiciona-se um bônus de 0.5 para cada vez que um mês que chove 100 mm ocorre após um mês com menos de 100 mm. Os valores do índice foram obtidos através da base de dados do WorldClim 2006 (www.worldclim.org): pluviosidade média mensal, com células de 10 minutos latitude – longitude (implementação de Bruce W. Nelson). Os dados de pluviosidade média anual e número de meses com menos de 100 mm de chuva foram

extraídos de maneira visual dos mapas climáticos de Sombroek (2001). Estas duas variáveis foram utilizadas apenas para descrever as condições climáticas dos sítios.

2.3 Análises de dados

Em todas as análises, exceto na árvore de regressão multivariada, a variável fertilidade do solo, representada pela soma de bases trocáveis, foi transformada no logaritmo natural para reduzir a assimetria com cauda à direita na distribuição dos dados. Como os dados de textura e do índice de Walsh não apresentaram assimetria, foram usados seus valores originais.

2.3.1 Variação na densidade de espécies

Duas escalas diferentes foram utilizadas para avaliar o efeito das variáveis ambientais sobre a riqueza. Na escala fina, foi analisado o número de espécies por parcela, doravante denominado de densidade de espécies. Foi utilizado um modelo de Regressão múltipla para avaliar o efeito de fertilidade e textura do solo sobre a densidade de espécies nas 175 parcelas, controlando-se o efeito de clima, dado pelos valores do índice de Walsh de cada sítio. A partir dos resíduos do modelo, foram geradas duas regressões parciais, uma entre densidade de espécies e textura, e outra em função da fertilidade. Uma possível curva em forma de corcova entre a densidade de espécies e cada um destes preditores foi avaliada através do ajuste das regressões parciais de fertilidade e textura do modelo de Regressão Múltipla a modelos polinomiais quadráticos, $y = y_0 + ax + bx^2$. Se o parâmetro a for positivo, caracteriza-se uma curva em forma de corcova, caso contrário, se negativo, caracteriza-se uma curva em forma de “U”. Quanto maior o valor do módulo de a , maior é a curvatura da curva. O parâmetro b representa a declividade da curva ao cortar o eixo y .

O efeito do clima sobre a densidade de espécies foi avaliado em uma escala mais grossa, considerando os sítios como unidades amostrais. A amplitude de fertilidade de cada sítio foi utilizada no modelo para controlar o efeito da heterogeneidade do ambiente. O número de espécies de cada sítio foi estimado a partir de modelos logarítmicos que melhor se ajustaram às curvas de acumulação de espécies, obtidas após 100 permutações (Gotelli & Cowell 2001). O objetivo foi estimar o número de espécies para os sítios onde o número de parcelas foi inferior ao sítio que contém a maior área de amostragem (sítio do PDB, 36 parcelas). O efeito da variável climática, dado pelo índice de Walsh, e da amplitude da

fertilidade dentro de cada sítio sobre a densidade de espécies estimada foi avaliado através de um modelo de regressão múltipla linear.

As curvas de acumulação foram calculadas no programa R v.2.6.2 (R Development Core Team 2008), pacote Vegan v.1.12-9, os modelos ajustados às curvas de acumulação no programa SigmaPlot v.10.0.0.54 (Systat Software Inc 2006) e os modelos lineares no programa SYSTAT v8.0 (Wilkinson 1998).

2.3.2 Redução de dimensionalidade

Em todas as análises envolvendo a composição florística foi utilizada como base a matriz de dissimilaridade florística obtida através do índice de dissimilaridade de Sorensen, com dados de presença e ausência. A fórmula do índice é dada por $d_{ij} = 1 - [2a / (2a+b+c)]$ (Magurran 2004), onde a representa o número de espécies compartilhadas entre dois locais, b e c representam o número de espécies restritas a ambos os locais. Nenhuma espécie foi excluída das análises mesmo aquelas que ocorreram em apenas uma parcela.

Uma forte estrutura não linear na matriz de dissimilaridade florística é esperada para os dados de composição de Zingiberales devido a dois fatores: ao alto número de comparações entre parcelas sem espécies em comum, devido a fina resolução da amostragem; e a ocorrência de gradientes onde a taxa de mudança da composição não é constante. Para visualização das relações entre as dissimilaridades das 175 parcelas, foi utilizado o método de Mapeamento de Características Isométricas (Isometric Feature Mapping - ISOMAP) (Tenenbaum *et al.* 2000), que corrige problemas de não-linearidade nos dados.

ISOMAP é um método de redução de dimensionalidade extremamente semelhante ao Escalonamento Multidimensional Clássico (Classical Multidimensional Scaling - CMDS) ou Análise de Coordenadas Principais (Principal Coordinates Analyses - PCoA), podendo ser interpretado como uma extensão não-linear de CMDS. O método ISOMAP consiste em transformar a matriz original de dissimilaridade, d_{ij} , em uma matriz onde a distância entre dois pontos é determinada através das ligações construídas entre cada ponto e seus k vizinhos mais próximos, ou entre cada ponto e seus vizinhos dentro de um raio de distância e . A distância estimada entre dois pontos então será a menor distância percorrida pelos caminhos de ligação, ou seja, a distância “geodésica” entre os pontos, denominada de $d_{ij}^{(G)}$. Diferente do método clássico, a soma do comprimento das pernas que ligam dois pontos pode atingir um valor maior que 1.0, portanto a dissimilaridade é estendida além do limite imposto pelo índice

empregado (De'ath 2002). A partir deste ponto, a análise é a mesma que o CMDS. Aplica-se o CMDS sobre esta matriz transformada e obtêm-se a percentagem de variância nos autovalores captada pelos eixos. Como definir o parâmetro k ou e ? O método consiste em variar sistematicamente estes parâmetros e aplicar o CMDS sobre todas as matrizes possíveis, ou seja, sobre $n - 1$, onde n é o número de unidades amostrais. Das $n-1$ reduções de dimensionalidade possíveis, escolhe-se aquela em que a percentagem de variância dos autovalores captada foi máxima com o menor valor de k ou e . Para o máximo valor de k , por exemplo, uma amostra se ligará com todas as outras possíveis, sendo que a menor distância geodésica entre dois pontos será a própria distância linear entre eles. Esse é o fato pelo qual $d_{ij}^{(G)}_{k=n-1}$ é equivalente a d_{ij} , sendo denominada de versão linear ISOMAP (maiores detalhes veja Tenenbaum *et al.* 2000; Mahecha *et al.* 2007 e Mahecha e Schmidtlein 2007).

As duas versões do método, versão linear e versão com maior variância explicada foram utilizadas para avaliar a qualidade na redução da ordenação. O número de eixos escolhidos foi definido até o ponto em que houvesse pelo menos 5% de incremento na variância explicada pelos eixos. O teste de correlação de Mantel foi utilizado para determinar o quanto as distâncias na matriz original foram preservadas após a ordenação ISOMAP, com a matriz que representa a versão linear, $d_{ij\ k=n-1}$, e após a ordenação ISOMAP com a matriz que captou o máximo de variação e $d_{ij\ k\ max}$. Segundo Tenenbaum *et al.* (2000) e Mahecha *et al.* (2007) essa é uma das maneiras de se avaliar a qualidade da redução da dimensionalidade. Quanto maior a correlação entre as matrizes antes e depois da ordenação, melhor o método. Vale lembrar que a máxima variância dos autovalores captada pelo menor número de k vizinhos próximos descrita no parágrafo anterior é diferente da correlação entre as matrizes de dissimilaridade florística antes e depois da ordenação.

2.3.3 Análise de matrizes de distâncias

Para entender como as diferenças de composição de Zingiberales variam em função de distâncias ambientais e espaciais, foram gerados oito modelos de regressão múltipla de matrizes (Legendre & Legendre 2000, Lichstein 2007), a partir de sete matrizes de distância: duas matrizes de distância florística, uma baseada no índice de Sorensen, $d_{ij\ SOR}$ e outra nas distâncias estimadas pelo método ISOMAP, $d_{ij}^{(G)}_{k\ max}$; duas matrizes de distância geográfica, uma sem transformação e a outra com o b garitmo natural das distâncias; e quatro matrizes ambientais, com as distâncias do índice de Walsh, da soma de bases, do logaritmo natural da

soma de bases e da textura do solo. Apenas a variável ambiental soma de bases foi transformada, pois foi a única que apresentou distribuição assimétrica. As distâncias das matrizes ambientais e geográficas foram estimadas através da distância euclidiana entre os valores ambientais de cada par de parcelas. As distâncias de textura foram obtidas pela distância euclidiana dos valores da soma de % de argila mais % de silte de cada parcela. Os oito modelos foram divididos em 2 grupos:

- 1.a $d_{ij\text{ SOR}} = d_{ij\text{ GEO}} + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ SB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 1.b $d_{ij\text{ SOR}} = d_{ij\text{ GEO}} + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ LnSB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 1.c $d_{ij\text{ SOR}} = \text{Ln}(d_{ij\text{ GEO}}) + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ SB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 1.d $d_{ij\text{ SOR}} = \text{Ln}(d_{ij\text{ GEO}}) + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ LnSB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$

- 2.a $d_{ij}^{(G)}{}_{k\text{ max}} = d_{ij\text{ GEO}} + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ SB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 2.b $d_{ij}^{(G)}{}_{k\text{ max}} = d_{ij\text{ GEO}} + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ LnSB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 2.c $d_{ij}^{(G)}{}_{k\text{ max}} = \text{Ln}(d_{ij\text{ GEO}}) + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ SB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$
- 2.d $d_{ij}^{(G)}{}_{k\text{ max}} = \text{Ln}(d_{ij\text{ GEO}}) + d_{ij\text{ WALSH}} + d_{ij\text{ LnSB}} + d_{ij\text{ TEXT}} + \text{erro}$

onde o primeiro grupo (1) representa os modelos com a matriz de dissimilaridade florística de Sorensen e o segundo subgrupo (2), representa os modelos com a matriz de dissimilaridade florística de Sorensen transformada pelo número de k vizinhos próximos, k que gerou a maior variância captada pela ordenação ISOMAP. Dentro de cada grupo foram utilizados quatro modelos: (a) sem transformação de nenhuma das variáveis independentes; (b) e (c) com transformação apenas das distâncias de soma de bases e geográfica, respectivamente; e (d) com ambas as variáveis transformadas. A significância dos modelos foi avaliada através de 999 permutações dos coeficientes de regressão parciais.

A estimativa da contribuição relativa das variáveis espaciais e ambientais para o coeficiente de determinação múltiplo de cada modelo, R^2 , foi determinada baseada nos termos que compõem a expressão matemática do R^2 . Segundo Sokal & Rohlf (1995; pág 623) o $R^2_{Y-1\dots k}$ de um modelo de regressão múltipla representa a percentagem de variação da variável dependente Y, explicada conjuntamente pelas variáveis X_k , e pode ser expressa por:

$$R^2_{Y-1\dots k} = r_{1Y} * b'_{Y1} + r_{2Y} * b'_{Y2} + \dots + r_{kY} * b'_{Yk}.$$

onde r_{kY} representa o coeficiente de correlação linear entre Y e X_k e b'_{Yk} representa o coeficiente padronizado de regressão parcial, ou seja, o efeito esperado de X_j sobre Y controlando o efeito de todas as outras variáveis independentes. Desta forma, a contribuição relativa de cada variável ao R^2 , será dada pelo produto de $(r_{jY} * b'_{Yj} / R^2_{Y-1...k}) * 100$. Como o objetivo desta análise não é criar um modelo preditivo e sim um modelo explanatório, o produto dos termos acima representará a contribuição de cada variável independente na explicação da variação das diferenças florísticas (Legendre e Legendre, 2000; pg 528). Portanto, mesmo que a correlação simples de X_j sobre Y seja muito alta, ela apenas contribuirá para o R^2 se seu efeito sobre a variável Y também for alto, controlando-se os efeitos de todas as outras variáveis, expresso por b'_{Yj} .

2.3.4 Grupos florísticos e interação entre variáveis

Para detectar quais variáveis ambientais são responsáveis pela formação de grupos florísticos e determinar se existe interação entre as variáveis foi utilizada árvore de regressão multivariada (ARM) (De'ath 2002) sobre eixos da ordenação ISOMAP_{kmax}. O número de eixos escolhidos foi definido até o ponto em que houvesse pelo menos 5% de incremento na variância explicada pelos eixos. ARM é simplesmente uma extensão da Árvore de Regressão Univariada (ARU). O método consiste em criar uma árvore estrutural que divide a variável dependente em grupos mutuamente exclusivos. Cada divisão da árvore é binária e é definida por uma única variável explanatória. A variável escolhida e o ponto de divisão é aquele que consegue minimizar a impureza dos dois grupos formados abaixo de uma divisão binária. A impureza é definida como a soma dos quadrados das distâncias das parcelas até o centro do grupo, no caso de ARM, à média multivariada do grupo. Pensando em um espaço ordenado com k dimensões, o objetivo de cada divisão binária é minimizar o total da soma dos quadrados das distâncias Euclidianas das parcelas ao centróide do grupo ao qual elas pertencem. A soma dos quadrados das distâncias das parcelas ao primeiro centróide representa a variação total presente na árvore. A cada divisão, calcula-se a soma dos quadrados das distâncias de cada grupo ao seu próprio centróide e estima-se quanto da variação inicial foi reduzida pela divisão, definida como erro relativo (ER). Cada divisão da árvore só será executada se ela reduzir o ER da árvore em um dado critério cp , que representa a percentagem de redução de ER da ARM por uma divisão. Neste estudo será adotado um critério conservador, $cp=0.05$, ou seja, a divisão só será feita se ela reduzir mais que 5% do

erro da árvore. Foi definido em 5 o número mínimo de observações em cada nó de modo que possa ser executada a divisão. Como o objetivo da análise é meramente exploratório, nenhum teste de validação do tamanho da árvore foi utilizado. Foram usadas as coordenadas das parcelas no espaço reduzido da ordenação ISOMAP como variável resposta, e como variáveis preditoras, o índice de Walsh, a soma de bases e a textura do solo. Neste método não é necessário transformar as variáveis independentes. Se a sequência de variáveis escolhidas for a mesma nos dois lados da árvore, isso indica ausência de interação entre as variáveis. Caso contrário, as variáveis atuam em interação (Wilkinson 1998, pag. 36). As regressões múltiplas de matrizes foram realizadas no programa R v2.6-2 (R Development Core Team 2008), as análises com ISOMAP pelo pacote Vegan 1.12-9 e a ARM pelo pacote Mvpart 1.2-6, estes últimos também do ambiente R.

3. Resultados

3.1 Variáveis ambientais e autocorrelação espacial

Os maiores valores de concentração de cátions foram encontrados no sítio do RBU (1118.5 mg.kg⁻¹) e os menores na RFAD (20.5 mg.kg⁻¹). Os sítios da RFAD e BRIG foram os sítios com solos menos férteis em média, 51.8 e 50.9 mg.kg⁻¹ e os sítios mais férteis foram o de EEIM, PNV e RBU, este último com a maior amplitude de variação, 40 a 1118.5 mg.kg⁻¹. Os solos de Maracá foram em geral os mais arenosos, sendo que das 30 parcelas, 29 tiveram porcentagem maior que 75% de areia. Os sítios do BRDE e BRIG apresentaram solos mais siltosos em média, 57.1 e 51.1%, respectivamente. Os sítios PNV, PDB e RFAD apresentaram solos com ampla variação de argila e areia (Tabela 1). Não houve correlação entre soma de bases e nenhuma das frações de textura. No entanto, a soma de bases esteve levemente correlacionada com a variável climática ($r = 0.277$) e com a latitude ($r = 0.351$). Areia e argila tiveram uma forte correlação negativa ($r = - 0.825$) e silte esteve correlacionado negativamente apenas com areia ($r = - 0.420$) (Tabela 2).

A variável climática, representada pelo índice de Walsh, variou de 0.5 a 18 (mínimo na EEIM e máximo no PDB). Nos sítios da Amazônia Central (RBU, PDB, RFAD, BRDE, BRIG) o índice variou de 12.5 a 18, e na Amazônia Setentrional (EEIM e PNV), variou de 0.5 a 3.5, indicando uma alta variação entre regiões e pequena variação dentro de cada grande região (Tabela 1). Enquanto a pluviosidade anual total para cada sítio foi levemente diferente,

a intensidade da estação seca, expressa pela quantidade de meses com menos de 100 mm foi bem mais variável entre os sítios (Tabela 1). O índice de Walsh esteve altamente correlacionado com o número de meses com menos de 100 mm ($r = 0.967$) e um pouco menos com a pluviosidade anual média ($r = 0.798$). O índice de Walsh também esteve altamente correlacionado com a latitude ($r = 0.913$).

A distância máxima e mínima entre duas parcelas foi de 891.4 e 0.650 km, respectivamente. O teste de Mantel indicou forte correlação entre as distâncias climáticas e as distâncias geográficas ($P < 0.001$, $r = 0.867$) e uma fraca correlação entre as distâncias do logarítmo natural da fertilidade e a textura, em função das distâncias geográficas entre as parcelas ($P < 0.001$, $r = 0.236$; $P < 0.001$, $r = 0.239$, respectivamente).

Tabela 1 - Média, desvio padrão e amplitude de variação (entre parênteses) das características ambientais, solo e clima, e coordenadas geográficas. A coluna “Geral” indica os valores para as 175 parcelas. EEIM :(30 parcelas); PNV:(23 parcelas); RBU: (30 parcelas); PDB: (36 parcelas); RFAD: (32 parcelas); BRDE: (11 parcelas); BRIG: (12 parcelas); Textura: soma de % de silte e argila; PAm: pluviosidade anual média; >100 mm: número de meses com menos de 100 mm de chuva; Walsh: índice Walsh.

	Geral	EEIM	PNV	RBU	PDB	RFAD	BRDE	BRIG
Ca (mg*Kg⁻¹)	54.1 ± 99.8 (5.0- 893.5)	98.2 ± 68.2 (26.5 - 330.5)	91.7 ± 91.7 (29.3 - 354.9)	100.2 ± 196.2 (8.5 - 893.5)	28.0 ± 16.8 (10.5 - 70.3)	10.9 ± 4.2 (5.5 - 22.5)	9.5 ± 2.4 (5.0 - 14.5)	9.9 ± 1.6 (7.0 - 13.0)
Mg (mg*Kg⁻¹)	25.6 ± 19.6 (1.5 - 113)	41.4 ± 18.7 (14.5 - 77.0)	36.4 ± 15.1 (18.9 - 69.5)	31.9 ± 27.3 (7.5 - 113)	23.3 ± 12.8 (10.5 - 60.5)	8.7 ± 3.9 (1.5 - 16.0)	18.7 ± 4.1 (12.5 - 25.0)	13.9 ± 4.0 (8.5 - 21.0)
K (mg*Kg⁻¹)	46.1 ± 19.8 (7.0 - 129.5)	47.6 ± 13.6 (23.5 - 82.5)	55.8 ± 23.0 (7.7 - 93.5)	55.4 ± 25.4 (24.0 - 129.5)	51.0 ± 15.7 (24.7 - 89.7)	32.1 ± 12.5 (12.0 - 65.0)	47.1 ± 14.5 (21.5 - 72.0)	27.0 ± 12.2 (8.0 - 49.5)
SB (Ca+Mg+K)	125.8 ± 130.0 (20.5 - 1118.5)	187.1 ± 92.15 (77.5 - 468.5)	183.9 ± 119.3 (67.9 - 514.6)	187.5 ± 243.2 (40.0 - 1118.5)	102.5 ± 39.1 (48.7 - 204.3)	51.8 ± 18.9 (20.5 - 98.5)	75.4 ± 15.0 (52.5 - 107.5)	50.9 ± 16.0 (26.0 - 83.5)
Argila (%)	33.3 ± 27.0 (0.5 - 87.2)	5.7 ± 2.8 (1.5 - 13.5)	24.6 ± 16.8 (0.5 - 57.8)	45.3 ± 22.9 (16.5 - 85.5)	46.2 ± 28.1 (5.7 - 81.9)	44.8 ± 32.6 (2.7 - 87.2)	24.6 ± 4.9 (16.5 - 32.5)	22.5 ± 5.0 (15.5 - 31.5)
Silte (%)	17.2 ± 16.8 (0.9 - 70.6)	11.8 ± 5.7 (5.0 - 37.6)	18.6 ± 4.7 (10.7 - 25.9)	15.4 ± 10.5 (16.5 - 85.5)	12.0 ± 3.8 (4.7 - 21.0)	3.1 ± 1.1 (0.9 - 4.7)	57.1 ± 7.6 (47.9 - 70.6)	51.1 ± 14.3 (22.7 - 69.8)
Areia (%)	49.5 ± 29.4 (4 - 95.1)	82.8 ± 7.5 (48.8 - 90.5)	56.7 ± 16.0 (31.1 - 80.0)	39.2 ± 22.3 (4.0 - 70.4)	41.7 ± 29.6 (6.7 - 89.5)	52.0 ± 32.9 (8.4 - 95.1)	18.2 ± 9.0 (5.8 - 32.5)	26.4 ± 14.8 (6.7 - 58.5)
Textura (%)	50.5 ± 29.4 (4.7 - 96.0)	17.1 ± 7.5 (9.5 - 51.1)	43.3 ± 16.0 (20.0 - 68.9)	60.8 ± 22.3 (29.6 - 96.0)	58.2 ± 29.6 (10.5 - 93.3)	47.9 ± 33.0 (4.7 - 91.6)	81.7 ± 9.0 (67.4 - 94.1)	73.6 ± 14.8 (41.4 - 93.3)
PAm (mm)	(1400 – 2400)	1500	2100	2300	2400	1900	2300	2300
>100mm	(0 – 7)	7	5	0	0	2	1	1
Walsh	(0.5 - 18)	0.5	3.5	13.5	18.0	12.5	15.5	15.5
Latitude	-4.62° ; 3.40°	3.36° ; 3.40°	1.44° ; 1.48°	-1.82° ; -1.78°	-2.45° ; -2.38°	-2.98° ; -2.91°	-4.41° ; -4.37°	-4.62° ; -4.58°
Longitude	-61.48° ; -59.23°	-61.48° ; -61.47°	-61.04° ; -61.00°	-59.27° ; -59.23°	-59.93° ; -59.83°	-59.96° ; -59.86°	-60.95° ; -60.92°	-61.28° ; - 61.24°

Tabela 2 – Correlação de Pearson entre as variáveis ambientais e espaciais para as 175 parcelas. Ca, Mg e K em mm.kg⁻¹; SB: soma de Ca, Mg e K; LnSB: logaritmo natural de soma de bases; Areia, Silte e Argila: em porcentagem; Textura: soma da porcentagem de silte e argila; Walsh: índice de Walsh; Lat: latitude em graus decimais; Long: longitude em graus decimais; *: 0.001 < p < 0.05; ** p < 0.001;

	Ca	Mg	K	SB	LnSB	Argila	Silte	Areia	Textura	Walsh
Ca										
Mg	0.812**									
K	0.610**	0.737**								
SB	0.982**	0.887**	0.733**							
LnSB	0.751**	0.922**	0.836**	0.844						
Argila	-0.133	-0.109	0.173	-0.090	-0.065					
Silte	0.120	0.118	0.100	0.124	0.054	-0.166				
Areia	0.054	0.034	-0.216	0.012	0.030	-0.825**	-0.420**			
Textura	-0.054	-0.033	0.217	-0.011	-0.029	0.825**	0.420**	-1.000**		
Walsh	-0.269*	-0.397**	-0.072	-0.277*	-0.420**	0.468**	0.182	-0.535**	0.535**	
Lat	0.317**	0.502**	0.210	0.351**	0.566**	-0.408**	-0.320**	0.561**	-0.561**	-0.913**
Long	-0.056	-0.213	0.085	-0.062	-0.186	0.543**	-0.350**	-0.299**	0.299**	0.685**

3.2 Composição da comunidade de Zingiberales

A comunidade de Zingiberales amostrada nas 175 parcelas foi composta de 13.251 indivíduos e 61 espécies ou morfotipos, distribuídas em 5 famílias, Costaceae, Heliconiaceae, Marantaceae, Strelitziaceae e Zingiberaceae. Em cinco parcelas do PNV não houve registro de qualquer indivíduo. Setenta e oito indivíduos não foram morfotipados adequadamente e foram removidos das análises. *Calathea mansonis* var.1, *Calathea mansonis* var.2 e *Calathea panamensis*, identificados desta maneira em Costa *et al.* (2005), foram re-identificadas como *Calathea taeniosa*, após consulta com especialista. A abundância de todas as espécies nos 7 sítios de amostragem, ordenados no sentido norte e sul, está apresentada na Tabela 3.

Heliconia acuminata e *Ischnosiphon arouma* foram as 2 únicas espécies que ocorreram em todos os sítios de amostragem, sendo que a primeira foi a espécie mais abundante. Vinte e três espécies ocorreram em apenas 1 sítio de amostragem e 5 espécies tiveram o registro de apenas 1 indivíduo. Considerando as 175 parcelas, a densidade de espécies mínima e máxima foi de 0 e 15 espécies, respectivamente, sendo que a mínima foi registrada para PNV e a máxima para BRIG. Considerando os 7 sítios, o menor número de espécies foi encontrado na EEIM (12 espécies) e o maior na RBU (34 espécies).

O primeiro eixo da ordenação da composição florística esteve associado com o gradiente geográfico-climático norte e sul (Figura 2). O segundo eixo da ordenação sugere uma associação com a fertilidade, onde algumas parcelas da RBU se destacaram. No entanto, algumas parcelas férteis da região Setentrional foram deslocadas para um sentido oposto ao das parcelas da RBU, sugerindo uma possível interação com clima. As parcelas da Amazônia Central, excetuando-se as parcelas férteis da RBU, formaram um grande bloco homogêneo. Estes grandes padrões foram semelhantes para as ordenações ISOMAP_{k = 3} e para a versão linear, ISOMAP_{k = 169}.

Tabela 3- Número de indivíduos por espécie, abundância total (abT), número de parcelas amostradas em cada sítio (n), densidade de indivíduos por 0.05 ha, número de espécies por sítio e amplitude da variação no número de espécies nos sete sítios de amostragem; EEIM: Estação Ecológica Ilha de Maracá; PNV: Parque Nacional de Viruá; RBU: Reserva Biológica do Uatumã; PDB: Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais; RFAD: Reserva Florestal Adolpho Ducke; BRDE: sítio Denis na BR-319; BRIG: sítio Igapó-Açu na BR-319; os locais estão ordenados no sentido norte e sul; as espécies estão ordenadas pelo peso médio da abundância no gradiente norte-sul.

Espécie	Norte ← ----- → Sul							geral
	EEIM	PNV	RBU	PDB	RFAD	BRDE	BRIG	
<i>Calathea</i> sp.5	1							1
<i>Monotagma plurispicatum</i> (Körn.) K. Schum.	145							145
<i>Calathea elliptica</i> (Roscoe) K. Schumann	827	1	28					856
<i>Renealmia aromática</i> Griseb.	13	1						14
<i>Costus arabicus</i> L.	93				6			99
<i>Monotagma laxum</i> (Poepp. & Endl.) Schum.	1013	377						1390
<i>Calathea</i> sp.3	20	16						36
<i>Heliconia hirsuta</i> Linnaeus f.		2						2
<i>Ischnosiphon cannoideus</i> Anderss.		170						170
<i>Costus scaber</i> Ruiz & Pavón	5	47	186					238
<i>Phenakospermum guyannense</i> (L. C. Richard)	112	71	18		52	29	11	293
<i>Ischnosiphon</i> sp.1		9	41					50
<i>Ischnosiphon obliquus</i> (Rudge) Koern.	2		25					27
<i>Calathea</i> sp.6		1	47					48
<i>Calathea fragilis</i> Gleason			29					29
<i>Costus lasius</i> Loes.			1					1
<i>Costus spiralis</i> (Jacq.) Roscoe var. <i>spiralis</i>			2					2
<i>Heliconia chartacea</i> Lane ex Barreiros			6					6
<i>Heliconia spathocircinata</i> Aristeg.			38					38

Tabela 3- continuação

Espécie	Norte←-----→Sul							geral
	EEIM	PNV	RBU	PDB	RFAD	BRDE	BRIG	
<i>Hylaeanthae unilateralis</i> (Poepp. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker			21					21
<i>Ischnosiphon leucopheus</i> (P. & E.) Koern.			1					1
<i>Ischnosiphon petiolatusi</i> (Rudge) Anders.			51					51
<i>Calathea micans</i> (L. Mathieu) Körn.			104					104
<i>Renealmia monosperma</i> Miq.			7					7
<i>Monotagma ulei</i> K. Schum.			159				3	162
<i>Ischnosiphon gracilis</i> (Rudge) Kuntze		13	87	21	27			148
<i>Heliconia acuminata</i> Rich.	737	5	67	971	1169	39	97	3085
<i>Renealmia floribunda</i> K. Shum.			17	22	15			54
<i>Ischnosiphon arouma</i> (Aubl.) Koern.	38	1	53	132	120	7	8	359
<i>Heliconia tarumaensis</i> Barreiros				35				35
<i>Ischnosiphon martianus</i> Eichl. In Peters.			296	142	304	22	48	812
<i>Ischnosiphon hirsutus</i> Peters.			122		290			412
<i>Calathea altissima</i> Horan.			106	179	152	61	33	531
<i>Ischnosiphon</i> sp.4				75	80			155
<i>Calathea hopkinsii</i> Forzza			2	157	223			382
<i>Ischnosiphon puberulus</i> var. <i>verruculosus</i> (Macrb.) Anders.				6	9			15
<i>Ischnosiphon killipi</i> Macrb.			1	16	28	1	1	47
<i>Calathea taeniosa</i> Joriss.			15	18	166			199
<i>Heliconia psittacorum</i> L. f.			1	5	19	1		26
<i>Monotagma densiflorum</i> (Körn.) K. Schum.			18	166	129		81	394
<i>Monotagma breviscapum</i> Hagberg.					180			180
<i>Monotagma</i> sp.1					3			3
<i>Monotagma spicatum</i> (Aubl.) J.F. Macbr.					879			879

Tabela 3- continuação

Espécie	Norte←-----→Sul							geral
	EEIM	PNV	RBU	PDB	RFAD	BRDE	BRIG	
<i>Calathea</i> sp.4					15			15
<i>Calathea zingiberina</i> Körn.			51	96	246	6	110	509
<i>Ischnosiphon</i> sp.2			48	12		75	27	162
<i>Ischnosiphon longiflorus</i> Schum.			4	2		5	11	22
<i>Calathea</i> sp.2			6			79		85
<i>Calathea cannooides</i> (Nicolson, Steyerm. & Sivad.) H. Kenn.			1	68		78	99	246
<i>Costus</i> sp.1						1		1
<i>Calathea</i> sp.9						2		2
<i>Calathea</i> sp.7						18	1	19
<i>Ischnosiphon surumuensis</i> Loes.				3		16	21	40
<i>Monotagma tomentosum</i> K. Schum. ex Loes.				5	39	6	175	225
<i>Ischnosiphon</i> sp.5						4	17	21
<i>Monotagma vaginatum</i> Hagberg					19		217	236
<i>Calathea</i> sp.8							187	187
<i>Ischnosiphon paryrizinho</i> Anderss.							1	1
<i>Monotagma lilacinum</i> Hagberg							2	2
<i>Calathea schultesii</i> Kennedy							4	4
<i>Ischnosiphon</i> sp.3							18	18
abT	3006	714	1659	2131	4170	450	1172	13251
N	30	23	30	36	33	11	12	170
densidade (n.ind/0.05 há)	100.2	31.0	55.3	58.6	126.4	40.9	97.6	75.72
riqueza / sítio	12	13	34	20	23	18	22	61
(min – max) / parcela	(1-7)	(0-6)	(4-12)	(5-12)	(5-13)	(4-11)	(8-15)	

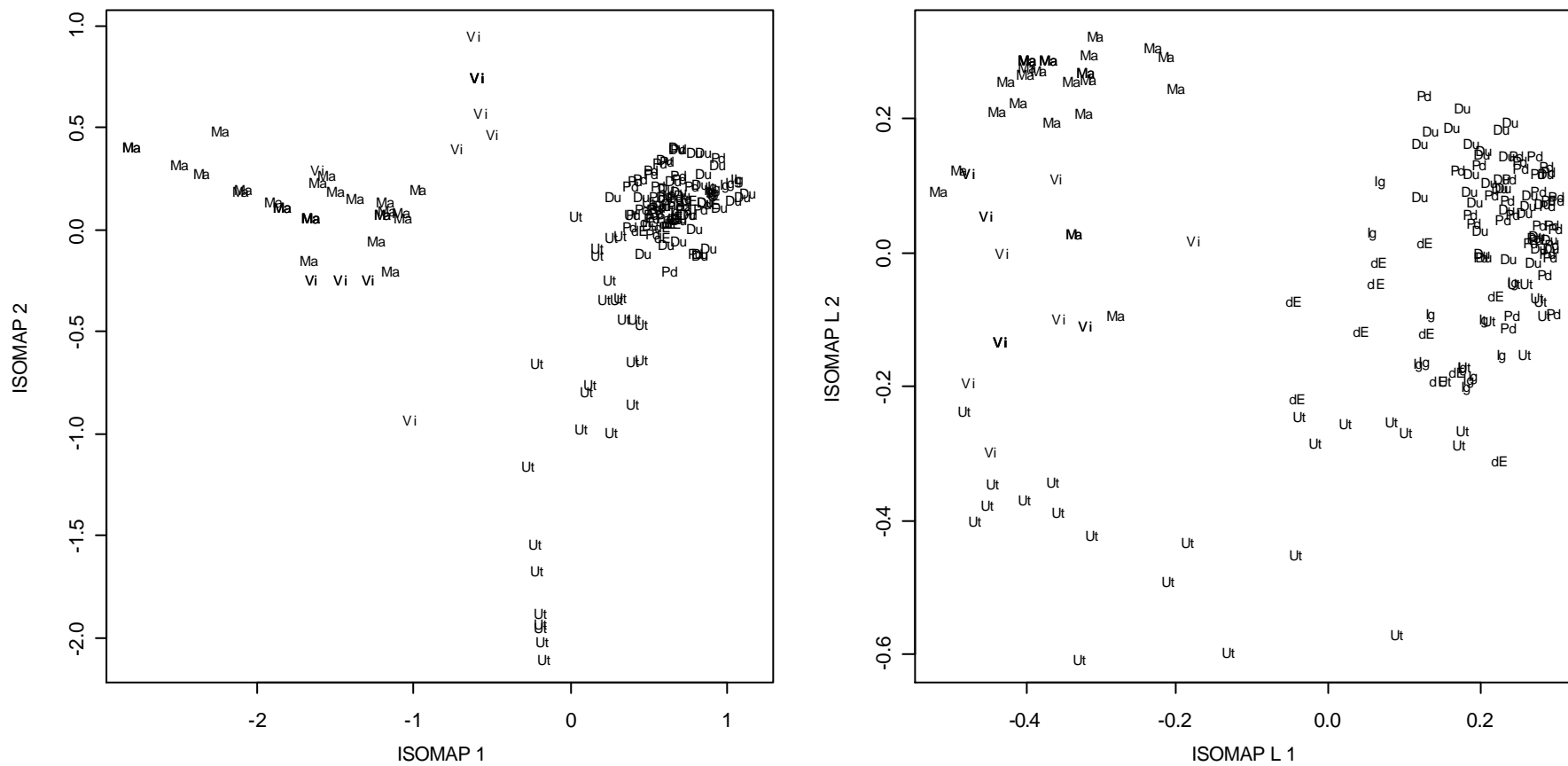


Figura 2. Ordenação ISOMAP em 2 dimensões das 170 parcelas; a) ISOMAP versão com $k = 3$; b) ISOMAP L, versão linear, $k = 169$; Ma: EEIM; Vi: PNV; Ut: RBU; Pd: PDB; Du: RFAD; dE: BRDE; Ig: BRI

3.3 Densidade de espécies: efeitos de clima e solo

A densidade de espécies na região centro-amazônica, na escala de parcelas, não esteve associada com a textura do solo, estando apenas associada negativamente com o logaritmo da fertilidade ($b_{st} = -0.020$, $p=0.763$; $b_{st} = -0.184$, $p=0.004$, respectivamente), controlando-se pelo índice de Walsh de cada sítio. O padrão de riqueza e fertilidade do solo, controlando-se as outras variáveis, não apresentou uma curva em forma de corcunda, mas sim uma curva em forma de “U” ($F = 8.473$, $p < 0.001$, $gl = 172$; $a_{st} = -0.325$, $p < 0.001$; $b_{st} = 0.231$, $p = 0.005$). No entanto, se removidos dois pontos com os maiores valores de soma de bases a curva em forma de “U” quase desaparece ($F = 8.104$, $p < 0.001$, $gl = 170$; $a_{st} = -0.304$, $p < 0.001$; $b_{st} = 0.042$, $p = 0.580$). Nesta análise o parâmetro b não foi significativamente diferente de zero, indicando uma fraca curvatura da parábola ao cruzar o eixo y . Sem a presença dos dois pontos com maior fertilidade a relação negativa entre log da soma de bases ainda é mais intensa ($b_{st} = -0.252$, $p < 0.001$).

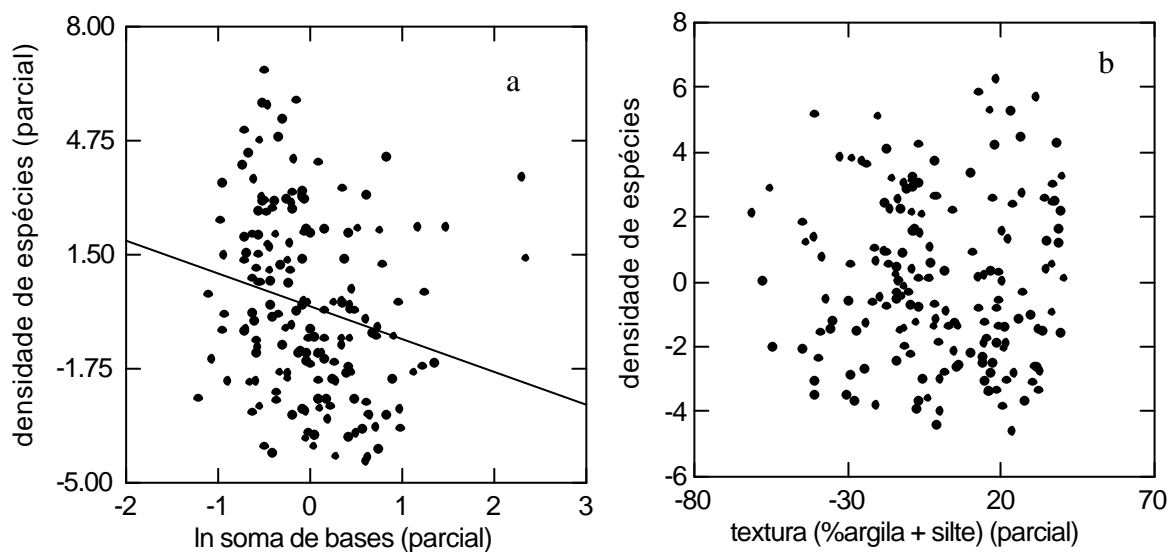


Figura 3. Regressão parcial de densidade de espécies (n° de espécies / 0.05 ha) em função de: a) textura do solo (% de argila + silte); b) logaritmo natural da soma de bases (mm.kg^{-1}); $n = 175$.

A RBU apresentou a maior densidade de espécies estimada, quase três vezes mais espécies que o sítio com o menor número de espécies, EEIM (Figura 4; Tabela 4). Foi observado um efeito do índice de Walsh e da fertilidade máxima sobre a densidade de espécies por sítio estimada ($F = 7.024$, $p = 0.049$, $gl = 5$, $R^2 = 0.778$). Controlando-se o efeito da heterogeneidade ambiental de cada sítio, dado pela máxima fertilidade, a densidade de espécies foi afetada positivamente pelo índice de Walsh ($b_{st} = 0.93$, $p = 0.028$) (Figura 5).

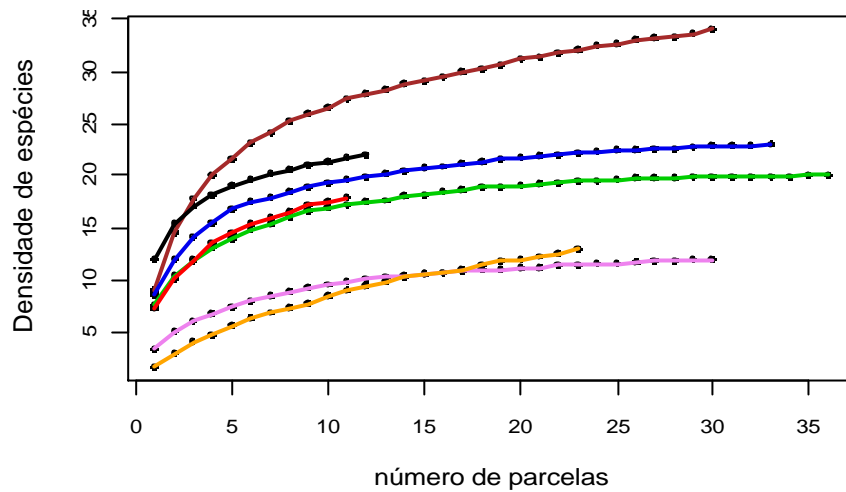


Figura 4. Curva de acumulação de espécies baseado no número cumulativo de parcelas. Rosa = EEIM; laranja: PNV; marrom: RBU; verde: PDB; azul: RFAD; vermelho: BRDE; preto: BRIG.

Tabela 4 Modelos que melhor se ajustaram às curvas de acumulação de espécies de cada sítio. O número de espécies foi estimado para um total de 36 parcelas, número máximo de parcelas amostradas em um dos sítios. Todos os modelos e parâmetros foram significativos, com $p < 0.001$. n: número de parcelas; Y: número de espécies observadas; \bar{Y} : número de espécies estimada.

sítio	modelo	parâmetros	R ²	n	Y	\bar{Y}
EEIM	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2 + c \cdot (\ln x)^3$	$y_0 = 3.440$ $a = 2.333$ $b = 0.378$ $c = -0.098$	0.999	30	12	12.145
PNV	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2$	$y_0 = 1.473$ $a = 0.808$ $b = 0.917$	0.999	23	13	16.152
RBU	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2 + c \cdot (\ln x)^3$	$y_0 = 8.392$ $a = 9.730$ $b = -0.981$ $c = 0.095$	0.999	30	34	35.025
RFAD	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2 + c \cdot (\ln x)^3$	$y_0 = 7.980$ $a = 5.686$ $b = -0.233$ $c = -0.049$	0.999	36	23	23.130
BRDE	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2 + c \cdot (\ln x)^3$	$y_0 = 7.512$ $a = 3.771$ $b = 0.600$ $c = -0.148$	0.999	11	18	21.923
BRIG	$y = y_0 + a \cdot \ln x + b \cdot (\ln x)^2 + c \cdot (\ln x)^3$	$y_0 = 12.124$ $a = 6.566$ $b = -1.853$ $c = 0.320$	0.999	12	22	26.331

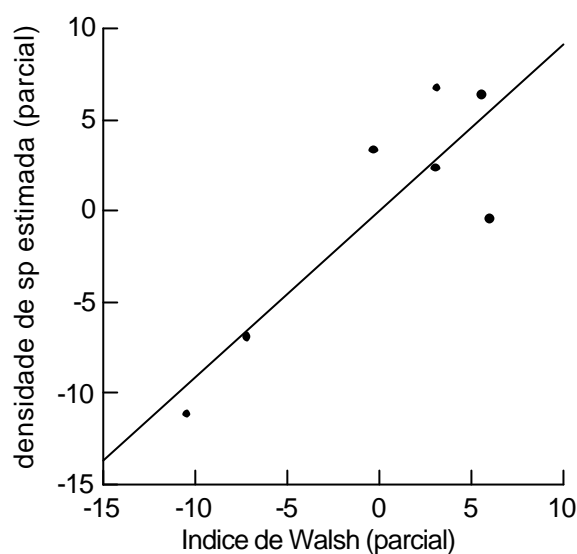


Figura 5. Relação parcial entre densidade de espécies estimada e índice de Walsh nos sete sítios de amostragem.

3.4 Desempenho do método ISOMAP

Na ordenação foram desconsideradas as 5 parcelas do PNV nas quais não foi registrado nenhum indivíduo, o que reduziu o número de parcelas na análise para 170. Os eixos de ordenação gerados pelo método ISOMAP atingiram seu máximo de variância explicada para o parâmetro k igual 3 (Figura 6a). A versão não linear ótima ($k = 3$) com 1 eixo conseguiu explicar 51.2%, valor maior que a variância explicada pelos 6 eixos na versão CMDS linear (ISOMAP $k = 169$). A ordenação ISOMAP com 3 eixos explicou 70.65% da variância dos autovalores enquanto que a adição de um quarto eixo adicionou apenas 4,9% (Figura 6b).

Com o valor $k=3$ a matriz de dissimilaridade de Sorensen, que naturalmente apresenta valores de 0 a 1, foi transformada em uma matriz de dissimilaridades com valores variando de 0 a 4.07 (Figura 7). Os valores de dissimilaridade de Sorensen começaram a ser transformados a partir 0.2, aproximadamente. Os valores 1 na matriz de Sorensen, que representam pares de parcelas sem nenhuma espécie em comum, foram transformados em valores variando de 0.5 a 4.07.

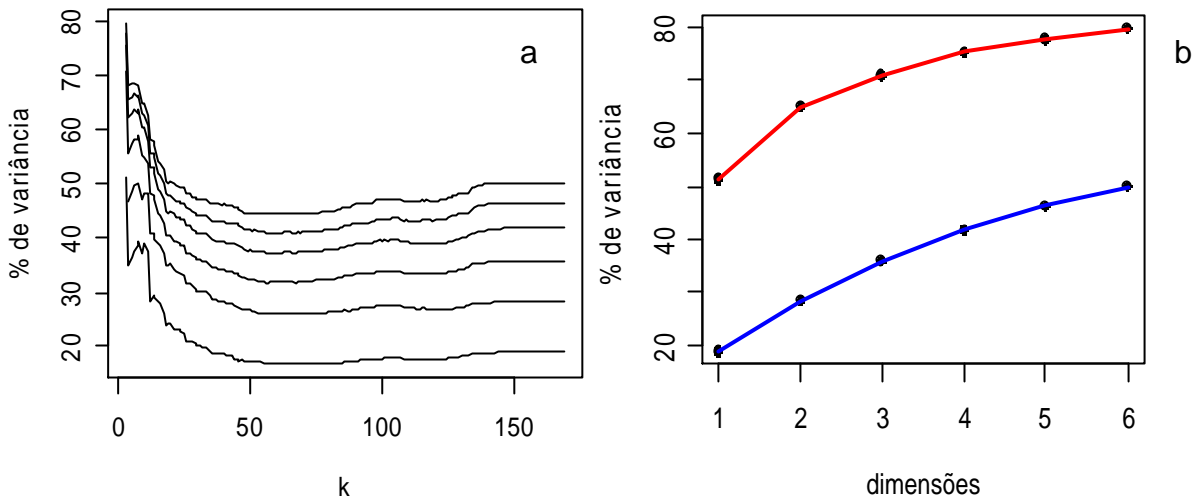


Figura 6. a) Percentagem de variância explicada em 6 dimensões para os 169 valores de k na ordenação Isomap. As linhas representam cada dimensão; b) Percentagem de variância explicada pela ordenação Isomap $k=3$ (vermelho) e versão linear Isomap $k=n-1$ (azul).

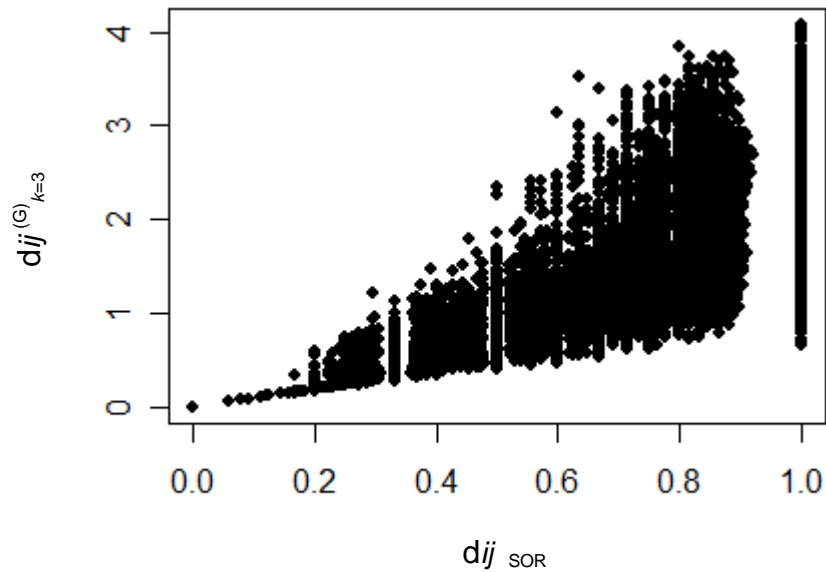


Figura 7. Correlação entre matriz de distância florística de Sorensen e matriz de distância florística transformada pelo método ISOMAP $k=3$.

A correlação entre cada matriz de dissimilaridades $d_{ij}^{(G)}_{k=n-1}$ e $d_{ij}^{(G)}_{k=3}$ e suas respectivas distâncias euclidianas no espaço ordenado em 3 dimensões foi superior para ISOMAP $k=3$ ($r = 0,978$, $p < 0.001$) comparado com a versão linear ISOMAP $k=169$ ($r = 0,848$, $p < 0.001$) (Figura 8), indicando um melhor qualidade na redução da dimensionalidade do método.

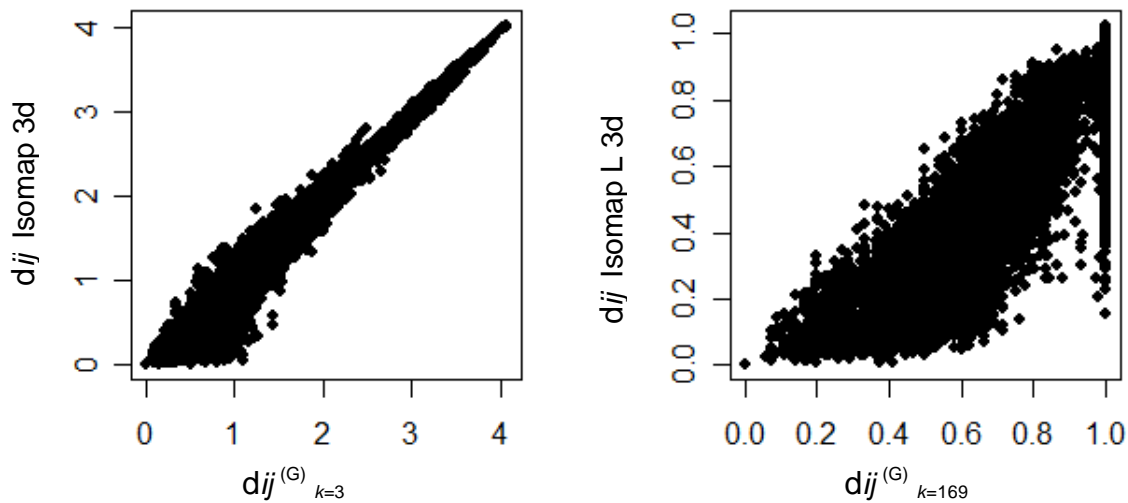


Figura 8. Correlação entre as matrizes de distâncias antes da ordenação e matriz de distâncias euclidianas das parcelas no espaço ordenado com 3 eixos; a) matriz transformada $k = 3$ b) matriz transformada $k = n - 1$, que corresponde à versão linear.

3.5 Variação florística: efeito das distâncias ambientais, espaciais e método de análise.

No total de 14.365 pares de comparações de dissimilaridades florísticas pelo índice de Sorensen, 3.236 pares de comparações não apresentaram nenhuma espécie em comum. Tanto as diferenças florísticas baseadas no índice de Sorensen quanto nas distâncias transformadas pelo método $ISOMAP_{k=3}$, foram afetadas positivamente pelas distâncias ambientais e geográficas entre os sítios (Tabela 5). A única variável que não apresentou efeito significativo sobre as distâncias florísticas foi a distância de textura do solo. Todos os modelos com a matriz de dissimilaridade florística $ISOMAP_{k=3}$ explicaram mais variação quando comparados com os modelos com a matriz de dissimilaridade de Sorensen, independente da transformação nas variáveis ambientais e espaciais (Tabela 5). A correlação simples (r_{iY} , Tabela 5) entre as duas matrizes de dissimilaridade e as distâncias ambientais e geográficas estão representadas na Figura 9.

Tabela 5 - Resultado dos 8 modelos de regressão múltipla de matrizes. Grupo 1: matriz de distância florística de Sorensen $d_{ij\text{SOR}}$; grupo 2: matriz de distância florística de Sorensen transformada pelo método Isomap $k=3$, $d_{ij}^{(G)}_{k=3}$; a): modelo com variáveis independentes sem transformação; b: modelo com as distâncias do logaritmo natural da soma de bases; c) modelo com o logaritmo natural das distâncias geográficas; d) modelo com a soma de bases e as distâncias geográficas transformadas. O primeiro valor em cada coluna representa coeficiente de correlação linear entre cada variável independente e a matriz de distância florística, r_{iY} ; o valor entre parênteses representa os coeficientes padronizados de regressão parcial, b' ; R^2 : representa o coeficiente de determinação múltiplo de cada modelo; *: $0.01 < p < 0.05$; **: $p < 0.01$.

Grupo	$d_{ij\text{GEO}}$	$\ln d_{ij\text{GEO}}$	$d_{ij\text{WALSH}}$	$d_{ij\text{FERT}}$	$d_{ij\ln\text{FERT}}$	$d_{ij\text{TEXT}}$	R^2	
(1) $d_{ij\text{SOR}}$	a	0.559 (0.430**)	0.514 (0.117**)	0.322 (0.256**)		0.071 (-0.060)	0.384	
	b	0.559 (0.340**)	0.514 (0.148**)		0.338 (0.211**)	0.071 (-0.057)	0.364	
	c		0.583 (0.430**)	0.514 (0.193**)	0.322 (0.260**)		0.071 (-0.059)	0.429
	d		0.583 (0.406**)	0.514 (0.197**)		0.338 (0.223**)	0.071 (-0.057)	0.410
(2) $d_{ij}^{(G)}_{k=3}$	a	0.785 (0.690**)	0.842 (0.082**)	0.341 (0.249**)		0.154 (-0.029)	0.679	
	b	0.785 (0.637**)	0.842 (0.113**)		0.399 (0.230**)	0.154 (-0.025)	0.668	
	c		0.661 (0.301**)	0.842 (0.467**)	0.341 (0.267**)		0.154 (-0.015)	0.616
	d		0.661 (0.270**)	0.842 (0.469**)		0.399 (0.268**)	0.154 (-0.010)	0.615

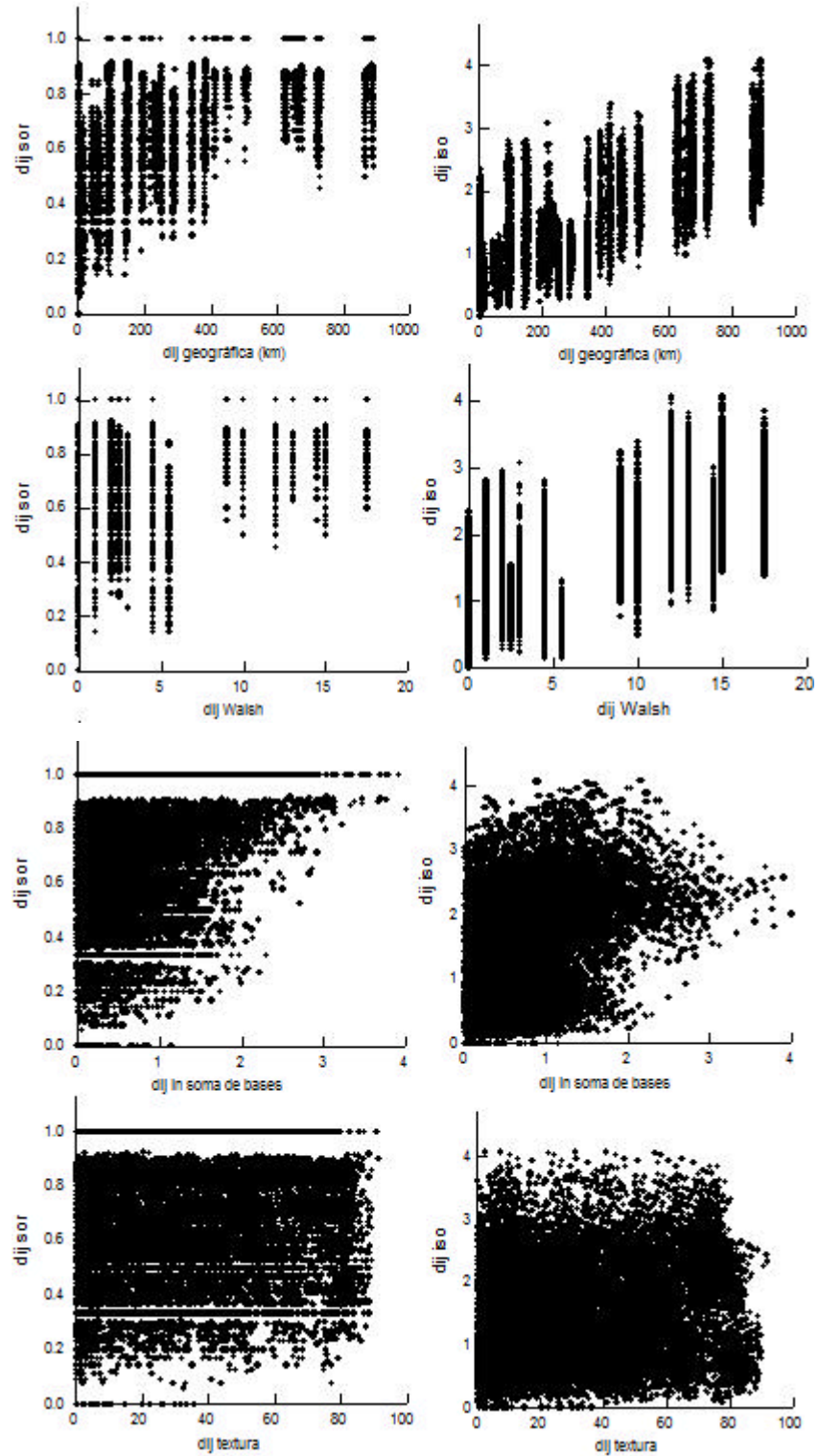


Figura 9. Correlação simples entre as matrizes de dissimilaridade florística e as distâncias ambientais e geográficas entre pares de parcelas. A primeira coluna refere-se às correlações envolvendo a matriz de dissimilaridade de Sorensen, $d_{ij\text{ SOR}}$, e a segunda coluna às correlações envolvendo a matriz de dissimilaridade de Sorensen transformada pelo método ISOMAP_{k=3}, $d_{ij\text{ ISO}}$.

Os modelos com a matriz de Sorensen que obtiveram o melhor desempenho foram aqueles onde as distâncias geográficas foram transformadas em logaritmo (Tabela 5, modelos *1c* e *1d*), explicando cerca de 6 a 7 % de variação a mais que os modelos com as distâncias geográficas não transformadas. No grupo 2, com a matriz de dissimilaridade ISOMAP_{k=3} os modelos com as distâncias geográficas reais (Tabela 5, modelos *2a* e *2b*) foram ligeiramente superiores aos modelos com o logaritmo da distância (Tabela 5, modelos *2c* e *2d*). A transformação na soma de bases teve pouca influência no desempenho dos modelos em ambos os grupos. Mesmo no melhor modelo do grupo 1, com a matriz de Sorensen (modelo *1c*), a ausência de homogeneidade de variância ficou bem evidente, enquanto que no melhor modelo do grupo 2 (modelo *2a*), os resíduos se distribuíram de forma mais homogênea (Figura 10).

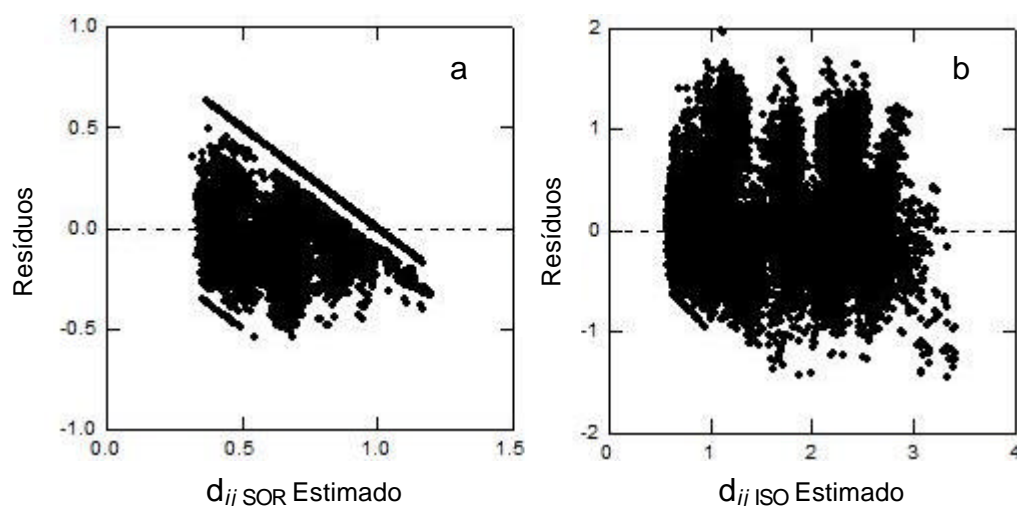


Figura 10. Distribuição dos resíduos das regressões múltiplas de matrizes dos melhores modelos de cada grupo. a) modelo *1c*, Tabela 5; b) modelo *2a*, Tabela 5.

Com exceção dos modelos *2c* e *2d*, a distância geográfica foi a que mais contribuiu para a explicação das dissimilaridades florísticas, seguida pelas distâncias climática e de fertilidade do solo com importâncias relativamente semelhantes (Figura 11). Apenas nos modelos *2c* e *2d*, a distância climática foi a mais importante, seguida pelas distâncias geográficas e pelas distâncias de fertilidade (Figura 11).

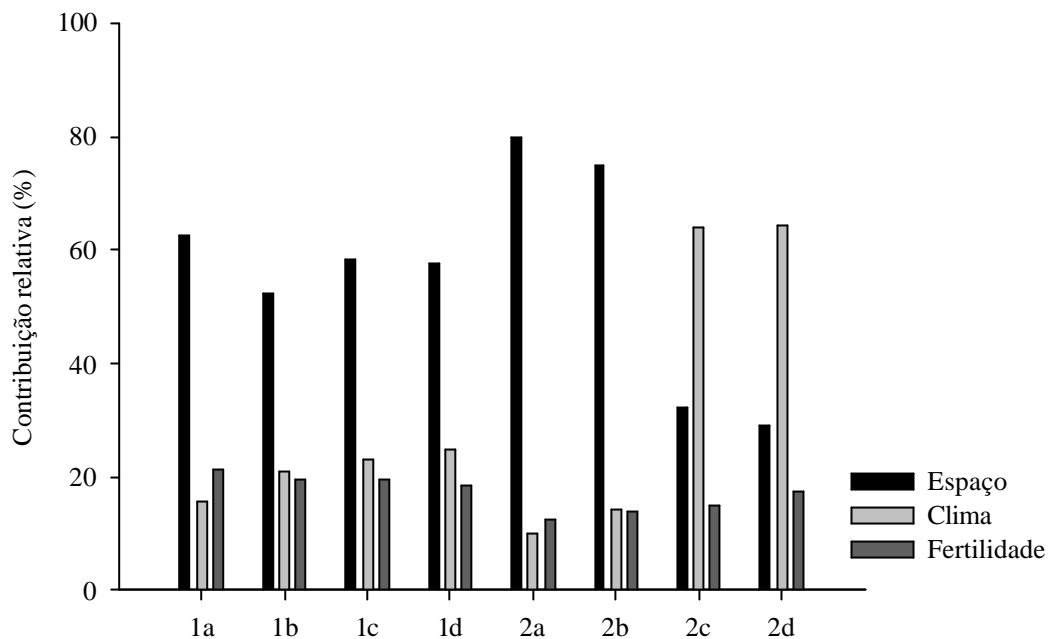


Figura 11. Contribuição relativa do efeito de cada variável nos 8 modelos de regressão múltipla de matrizes. A contribuição relativa é dada pela fórmula $((r_{iY} * b') / R^2) * 100$. Espaço: distâncias geográficas; clima: distâncias do índice de Walsh; fertilidade: distâncias de soma de bases; 1c e 2a foram os modelos com maior capacidade preditiva, Tabela 5.

3.6. Interação entre variáveis

A Árvore de Regressão Multivariada (ARM) sobre os 3 eixos de ISOMAP explicou 72.4% de variação. Como a adição do quarto eixo aumentou apenas 2.1% a explicação da variação na ARM, a análise foi mantida com 3. A primeira divisão da árvore foi dada pelo índice de Walsh, que explicou 61.0% da variação na árvore (Figura 12 e 13). Essa quebra separou as parcelas de PNV e EEIM, de clima mais seco (índice de Walsh < 8), do grupo de parcelas da Amazônia Central, de clima mais úmido. Esta primeira divisão esteve mais associada com o eixo 1 da ordenação. A fertilidade do solo foi a variável responsável pela segunda divisão (Figuras 12 e 13), e esteve associada com a variação principalmente do eixo 2, reduzindo em 11.3% o erro da árvore. Essa divisão separou de um lado 7 parcelas da RBU com fertilidade acima de 232.7 mg.kg^{-1} de soma de bases, e do outro lado as 115 parcelas da Amazônia Central com fertilidade inferior àquele valor. A variável textura não foi selecionada em nenhuma divisão.

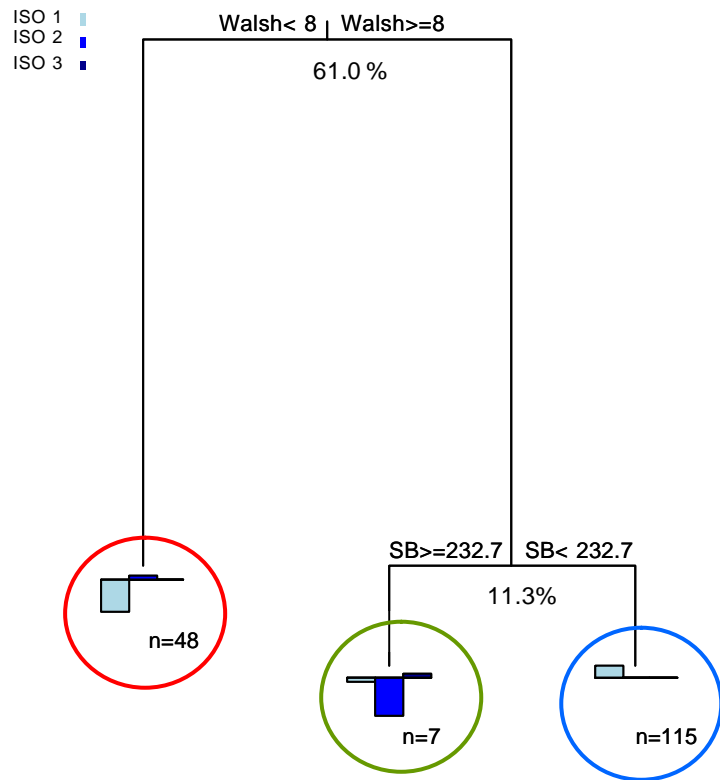


Figura 12. Árvores de regressão multivariada. a) ARM sobre os 3 eixos de ordenação ISOMAP; Walsh: índice de Walsh; SB: soma de bases em mg.kg^{-1} ; n= número de parcelas em cada nó terminal; os números abaixo dos nós intermediários representam a redução do erro relativo (ER) na árvore pela variável divisora.

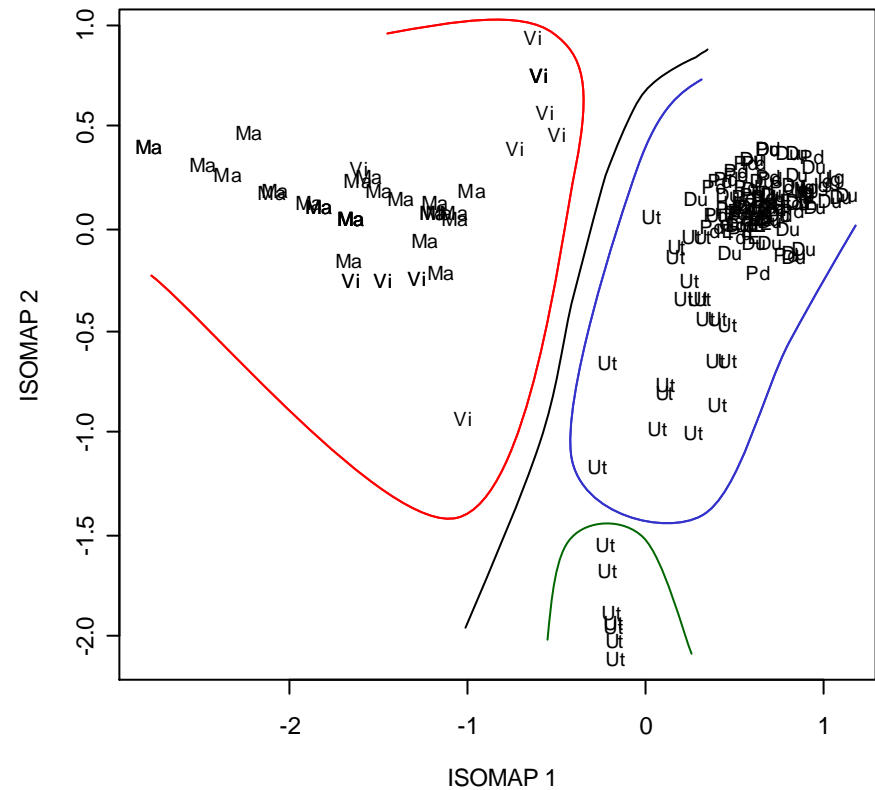


Figura 13. Localização dos grupos hierárquicos no espaço ordenado em 2 dimensões; linha vermelha = grupo 1, representado pelas parcelas com índice de Walsh < 8; linha preta = grupo 2, representado pelas parcelas de índice de Walsh > 8; linha verde = grupo 2a, representado pelas parcelas com solo fértil, soma de bases > 232.7 mg.kg^{-1} ; linha azul = grupo 2b, representado pelas parcelas de solo pobre, soma de bases < 232.7 mg.kg^{-1} .

4. Discussão

4.1 Relação entre densidade de espécies e variáveis ambientais

A curva em forma de corcova entre densidade de espécies de plantas e produtividade tem sido observada com maior frequência na natureza quando comparada com outros padrões, independente da escala de observação (Mittelbach *et al.* 2001). Em uma área de cerca de 500 km² de florestas tropicais, Tuomisto *et al.* (2002) encontraram uma relação negativa entre densidade de espécies de melastomataceas e soma de bases enquanto que para pteridófitas não houve relação. Os mesmos autores observaram um padrão em forma de corcova apenas ao longo do gradiente topográfico. Dentre 3 grupos de ervas terrestres, Costa (2006) encontrou uma relação positiva entre fertilidade e densidade de espécies apenas para pteridófitas, em uma área de 100 km² de florestas de terra firme na Amazônia Central. Em escalas regionais, florestas sobre solos ricos tendem a ter mais espécies que solos pobres (Gentry 1988, Tuomisto & Poulsen 1996), e se removidos locais extremamente pobres a relação desaparece (Clinebel *et al.* 1995). No entanto, a densidade de espécies de Zingiberales, na escala de parcelas, em florestas de terra-firme da Amazônia central e setentrional não foi afetada pela textura do solo, sendo que uma relação negativa foi observada para relação entre riqueza e fertilidade, controlando-se todas as outras variáveis. Solos pobres, portanto, tendem a ter mais espécies de Zingiberales que solos mais férteis. Na Amazônia Central principalmente, predominam os solos pobres, enquanto que os solos férteis devem ocupar áreas menores e mais fragmentadas na paisagem. As espécies mais ligadas aos solos férteis devem estar, portanto, mais sujeitas a efeitos estocásticos demográficos, levando a maiores taxas de extinção local, reduzindo o número de espécies ao longo do tempo nestes solos.

A ausência de uma relação em forma de corcova pode ser interpretada sob três pontos de vista. Primeiro, pelo fato de que o gradiente de fertilidade analisado neste estudo pode representar apenas um trecho de um gradiente muito mais extenso. É possível que apenas níveis muito baixos de fertilidade representem de fato uma limitação fisiológica para a maioria das espécies de Zingiberales. No outro extremo do gradiente, algumas espécies podem tornar-se competidoras superiores apenas em níveis muito mais elevados de fertilidade, criando uma curva em forma de corcova (Pausas & Austin 2001).

Uma segunda explicação diz respeito ao efeito da ampla escala espacial (800 km de distância entre os pontos mais distantes). Nestas amplas escalas, fatores evolutivos e históricos, como especiação, migração e dispersão seriam mais importantes em determinar o pool de espécies capaz de ocorrer nas comunidades locais (Ricklefs & Shulter 1993; Zobel 1997).

A terceira explicação se refere à utilização da fertilidade de solo como uma variável relacionada com a produtividade (Gentry & Emmons 1987). Talvez, em florestas de terra firme, a fertilidade do solo baseada apenas na soma de bases trocáveis não represente de forma simples a produtividade do sistema, interagindo com outros fatores, como a disponibilidade de água. Em uma revisão de 49 estudos sobre a relação da densidade de espécies de plantas e produtividade, apenas 5% utilizaram nutrientes do solo representando produtividade, e a grande maioria relacionou a densidade de espécies com pluviosidade (Mittelbach *et al.* 2001). Os autores também mostraram que a frequência de observação da curva em forma de corcova era independente da escala de observação.

Ao observar a relação entre riqueza, clima e fertilidade máxima, numa escala mais grossa, considerando os sítios, não houve aparente evidência de uma relação em forma de corcova, da riqueza com índice de Walsh, e sim uma relação positiva, padrão frequentemente observado em florestas da Amazônia (Gentry 1988, Clinebel *et al.* 1995, ter Steege *et al.* 2003). No entanto, a relação só foi significativa se controlado o efeito da heterogeneidade do ambiente, representado pela variação da fertilidade máxima do sítio. Embora poucos pontos tenham sido amostrados (7 sítios), a relação entre riqueza e clima assemelha-se ao padrão observado por ter Steege *et al.* (2003) para árvores - quanto maior o tamanho da estação seca, menor a riqueza de árvores de terra firme, e quanto menor o tamanho da estação seca, maior a variação dos resíduos. Ou seja, existe uma maior variação na riqueza de espécies em sítio que a estação seca é menor ou quase inexistente, e no presente estudo, a amplitude de variação da fertilidade do solo contribuiu para aumentar a explicação do modelo climático. Como parece existir uma especificidade por parte das espécies às condições de fertilidade, os sítios que apresentam um gradiente de fertilidade longo, como é o caso da RBU, apresentarão tanto as espécies de solo pobre, presentes nos outros sítios, quanto as espécies de solo mais fértil, presentes apenas na RBU. Portanto, temos uma relação clara entre diversidade alfa, ou seja, o número de espécies em uma determinada área, sendo afetada pela diversidade beta, ou seja, a variação na composição de espécies.

Clima e amplitude de fertilidade dos solos em cada sítio, juntos explicaram 78 % da variação na densidade de espécies por sítio da região centro-amazônica. No entanto apenas um gradiente de variação ao longo do eixo norte – sul foi considerado neste estudo, e portanto o padrão de variação na riqueza pode ser alternativamente interpretado como um efeito histórico. A alta densidade de espécies de plantas na Amazônia Central pode ser explicada sob um ponto de vista histórico, assumindo que esta região localiza-se no cruzamento de regiões fitogeográficas distintas (Oliveira & Daly 1999). Segundo os autores, esta seria uma região de convergência de floras provindas de regiões isoladas pela fragmentação das florestas tropicais durante flutuações climáticas do Pleistoceno, que teriam ocorrido na região Amazônica (Haffer & Prance 2002). No entanto, o estudo de Oliveira & Daly (1999) se baseou na proporção de espécies que apresentavam os seus limites de distribuição em cada uma de quatro localidades orientadas num eixo leste-oeste, onde o gradiente climático é mais fraco. A alta riqueza de espécies na região Central da Amazônia pode ser também atribuída ao modelo do Domínio Central (Cowell e Lees 2000), onde se espera que áreas centrais de domínios fechados, por meio de processos estocásticos, haja um pico de riqueza em regiões intermediárias, gerado pela maior sobreposição da distribuição de espécies no centro deste domínio, mesmo na ausência de gradientes ambientais. ter Steege *et al.* 2003, mostraram que existe um pico de riqueza de espécies na região central da Amazônia, independente do regime de chuvas, sugerindo que a riqueza máxima para qualquer sazonalidade pode ser melhor explicado pelo modelo do Domínio Central (Cowell e Lees 2000). Portanto, para uma avaliação mais detalhada da influência relativa de fatores estocásticos e ambientais nos padrões de riqueza é necessário realizar amostragem ao longo das duas orientações geográficas.

4.2 Variação florística: explicando a variação não explicada

O incremento da variância explicada pelos eixos derivados da ordenação das 170 parcelas pelo método ISOMAP indicou uma forte estrutura não linear na matriz de dissimilaridade de Sorensen, que pode estar relacionada com a quantidade de comparações sem espécies em comum. Esse fato ficou evidente quando a matriz de dissimilaridade transformada pelo ISOMAP foi aplicada nos modelos de regressão múltipla de matrizes. A distribuição dos resíduos no modelo com a matriz de Sorensen evidencia a falta de homogeneidade de variância, premissa básica para aplicação de modelos de regressão lineares

(Sokal e Rohlf 1995, Gotelli e Ellison 2004). O modelo com melhor desempenho foi aquele onde foram usadas as dissimilaridades transformadas pelo método ISOMAP, mas as variáveis independentes não foram transformadas, mostrando a eficiência do método em ajustar a matriz de dissimilaridade à estrutura não linear das variáveis ambientais e espaciais. Uma baixa capacidade de explicação dos modelos de regressão entre matrizes de dissimilaridade é observada com frequência em estudos de diversidade beta de plantas em florestas tropicais. Cerca de 60% de variação não explicada foi observado no estudo de Duivenvoorden *et al.* (2002), 25 a 30% no estudo de Poulsen *et al.* (2006), 50 % nos estudos de Phillips *et al.* (2003) e de Jones *et al.* (2006). A alta percentagem de variação não explicada leva alguns autores a sugerir que fatores importantes não mensurados, como fatores históricos, poderiam explicar grande parte da variação nos dados (Duivenvoorden *et al.* 2002). No entanto, Faith e Ferrier (2002) reanalisaram os dados deste último trabalho, aplicando um método que contorna os problemas de não linearidade na matriz de dissimilaridade, e reduziram de 60% para 16% a percentagem de variação não explicada. Os resultados encontrados por Faith & Ferrier (2002), juntamente com o do presente estudo, sugerem que a baixa percentagem de explicação em estudos de diversidade beta está mais relacionada com o método de análise do que a com a hipótese de fatores não mensurados.

O método desenvolvido por Faith & Ferrier (2002), Modelagem Geral de Dissimilaridades (GDM) e o método ISOMAP procuram transformar estruturas complexas de maneira que elas se ajustem a modelos simples, que necessitam poucos parâmetros. O método GDM consiste em ajustar funções não lineares que representam a variação das taxas de mudança composicional em cada gradiente ambiental ou espacial. As distâncias das variáveis preditoras são estimadas a partir das distâncias dos valores de funções não lineares, e não diretamente de seus valores reais. Resta saber, o quanto estas funções não lineares conseguem se ajustar a estruturas muito complexas, devido a sua própria natureza, ou a presença de ruídos. Outros métodos mais simples foram propostos para lidar com a presença de comparações sem espécies em comum, fato observado em comunidades com alta diversidade beta (Williamsom 1978, Bradfield e Kenkel 1987, De'ath 1999). No entanto, estes métodos ajustam apenas aquelas comparações sem espécies em comum, diferentemente do método ISOMAP, que modifica quase todas as comparações. Futuras comparações entre os diferentes métodos, utilizando dados simulados, poderão indicar quais os tipos de não linearidade e os níveis de ruídos a que os diferentes métodos são mais sensíveis ou mais robustos.

4.3 Estrutura espacial

A distância geográfica foi o mais importante preditor das distâncias florísticas em todos os modelos testados, com exceção dos 2 modelos onde foram usados a matriz de dissimilaridade ISOMAP e o logaritmo das distâncias geográficas. Nestes dois últimos modelos, o clima foi a variável mais importante, contribuindo com cerca de 60% da explicação total. Esse resultado contraditório pode estar relacionado com a relação de dependência entre as variáveis predictoras. Os modelos onde a variável climática foi a mais importante foram justamente aqueles que as distâncias geográficas foram transformadas em logaritmo. As distâncias transformadas em logaritmos seriam boas predictoras se a estrutura da matriz de dissimilaridade florística tivesse uma saturação no índice, como foi o caso dos modelos com a matriz de Sorensen sem transformação. Portanto, nos dois últimos modelos a variável climática foi a mais importante, pois os coeficientes parciais padronizados foram afetados por um preditor mais fraco que as próprias distâncias geográficas reais.

Os modelos com melhor desempenho indicam uma forte estrutura espacial na variação da composição de Zingiberales em florestas da região central e setentrional. A presença de autocorrelação espacial na variação composicional de espécies indica que a limitação de dispersão é um processo importante na estruturação das comunidades (Bell 2001, Hubbell 2001, Tuomisto *et al.* 2003, Vormisto *et al.* 2004). No entanto, os padrões espaciais podem resultar de uma mistura de dois processos: exógenos, ou induzidos, devido à autocorrelação espacial de fatores ambientais; e endógenos, ou inerentes, devido a propriedades da variável resposta, como limitação de dispersão (Fortin & Dale 2005). A textura e fertilidade do solo parecem induzir levemente a estrutura espacial encontrada neste estudo, devido a fraca correlação entre distância geográfica e as distâncias de fertilidade e de textura. Já a alta correlação entre distância climática e distância geográfica sugere uma estrutura espacial induzida pelo clima, dificultando a separação entre os efeitos endógenos e exógenos. No entanto, esta estrutura espacial induzida deve estar representada apenas pelas comparações entre os sítios das duas regiões, central e setentrional, pois foi justamente o ponto em que o clima provocou uma divisão na árvore de regressão.

Duas estratégias devem ser tomadas em futuros estudos sobre padrões de variação florística na região Amazônica com o objetivo de minimizar o efeito conjunto de espaço e clima: (1) selecionar sítios de amostragem com clima mais úmidos que estejam o mais perto possível dos sítios de Viruá e Maracá, como por exemplo, a Oeste no Estado de Roraima (2)

e sítio com climas mais secos que estejam o mais distante possível de Viruá e Maracá, como por exemplo no estado de Rondônia e na região Central do Pará, cortada pela rodovia Trans-Amazonica. Desta maneira será possível avaliar se mesmo estando a distâncias muito grande, regiões de clima seco terão composição semelhantes. Se não tiverem, provavelmente o espaço continuará explicando melhor a relações de dissimilaridade florística, e neste caso, indicando um efeito biogeográfico.

4.4 Interação entre clima e fertilidade do solo

As distâncias climáticas e de fertilidade tiveram uma contribuição semelhante na explicação da variação nas diferenças florísticas. No entanto, nas análises de matrizes de distâncias não temos qualquer informação da localização de cada parcela no gradiente ambiental e espacial, pois apenas as diferenças são avaliadas. A maior estrutura na variação da composição esteve associada a um gradiente geográfico norte-sul, que por sua vez está associado com o gradiente climático. A ARM indicou uma diferenciação florística entre as regiões setentrional e central, associada às diferenças climáticas entre elas. No entanto, as diferenças florísticas entre parcelas de clima mais seco e as parcelas de clima mais úmido devem ser interpretadas juntamente com o gradiente de riqueza de espécies. Como foi observada uma relação positiva entre o índice de Walsh e a densidade de espécies, as diferenças florísticas explicadas pelo clima representam uma mistura do gradiente de riqueza e da substituição de espécies. Conforme apontado por alguns autores, o índice de Sorensen, utilizado para medir a diferença florística entre dois pontos, é fortemente influenciado pela diferença de riqueza entre as duas localidades (Lenon *et al.* 2001, Koleff *et al.* 2002, Gaston *et al.* 2007). Se a diferença de riqueza entre dois locais é muito grande, as diferenças de composição dadas pelo índice de Sorensen sempre serão elevadas, indicando não necessariamente substituição de espécies e sim uma remoção de espécies no sentido dos locais com maior riqueza para os locais com menor riqueza.

A fertilidade do solo é apontada como o principal fator ambiental causador de mudanças florísticas na Amazônia Ocidental (Tuomisto *et al.* 1995, Tuomisto e Poulsen 1996, Tuomisto *et al.* 2003, Phillips *et al.* 2003, Vormisto *et al.* 2000, Poulsen *et al.* 2006). Na Amazônia Central tem-se observado a topografia, associada à textura, como o principal fator estruturador das comunidades de plantas (Kinnup & Magnusson 2005, Costa *et al.* 2005, Carvalho 2006, Zuquim *et al.* 2007). No entanto, todos estes trabalhos na Amazônia Central

foram realizados em uma escala média, em regiões com menos de 100 km². A descoberta de manchas de solo na RBU contendo uma concentração de bases cerca de 5 a 10 vezes maior do que o antes documentado para a região, indica que a fertilidade do solo, a partir de certos níveis, torna-se o fator ambiental mais importante na diferenciação de grupos florísticos na Amazônia Central em escala regional. A RBU está localizada próxima a zona de contato entre o Sinclinal Paleozóico e o Escudo Guianense e a presença de solos férteis na reserva deve estar associada com a presença de rochas ígneas, incluindo diques de diabase e intrusões básicas, presentes em solos do Escudo Guianense (RADAMBRASIL, 1978). Na região da Amazônia Central, os solos pobres são predominantes, ocorrendo tanto ao norte quanto ao sul do Rio Amazonas, gerando um grupo floristicamente homogêneo composto pelas parcelas de ambos os lados do rio.

Considerando a região central e setentrional da Amazônia, a fertilidade do solo atua em interação com a variável climática na formação de grupos florísticos. Solos com fertilidade acima de 232 mg.kg⁻¹ só terão composição florística semelhante se estiverem em regiões de clima mais chuvoso e sem estação seca severa. Tuomisto & Poulsen (1996) encontraram uma alta afinidade na composição de pteridófitas entre sítios de solos férteis localizados na Guiana Francesa e na América Central com sítios de solo fértil na Amazônia Ocidental. Os resultados dos autores sugerem que mesmo a longas distâncias geográficas solos férteis terão sempre uma composição florística mais semelhante, quando comparados com solos pobres geograficamente próximos. A diferença de pluviosidade anual e a sazonalidade entre os sítios teria pouco efeito na diferenciação florística de samambaias. No entanto, os 27 sítios utilizados na análise de Tuomisto & Poulsen (1996) estão em regiões onde o número de meses com menos de 100 mm de chuvas é de 0 a 3. Os sítios PNV e EEIM estão localizados em regiões onde a duração da estação seca é 5 e 7 meses, respectivamente. Portanto não se pode afirmar que o clima tem um papel inferior, mas sim, que ele passa a ser importante quando o gradiente se torna mais longo e inclui regiões que apresentam estação seca maior que 3 meses. Logo, conclusões gerais sobre padrões de variação florística em florestas tropicais, em escala continental, devem levar em conta a amplitude máxima dos gradientes ambientais, visto que a mudança de composição florística ao longo do gradiente não é constante.

O gradiente de textura do solo não afetou as diferenças florísticas na escala deste estudo. O efeito deste gradiente nas mudanças florísticas é bem conhecido e documentado na Amazônia Central (Costa *et al.* 2005, Kinupp & Magnusson 2005, Carvalho 2006, Sousa

2007, Zuquim *et al.* 2007). Mesmo na ARM, onde variáveis importantes em escalas menores podem surgir nos ramos inferiores da árvore, nenhum sinal do efeito de textura na determinação de grupos florísticos foi observado. No entanto, a verdadeira relação de causa e efeito de textura sobre a variação florística de plantas na Amazônia Central ainda não está bem esclarecida. Na RFAD, a percentagem de argila está positivamente correlacionada com a altitude (Chauvel *et al.* 1987, Mertens 2004), indicando uma relação com o gradiente de disponibilidade de água e/ou drenagem (Chauvel *et al.* 1987). Drucker *et al.* (2008) analisando a diversidade beta de ervas na RFAD, entre zonas ripárias (solos arenosos) e platôs (solos argilosos) encontram uma mudança constante na composição de ervas em relação as distâncias dos corpos d'água. No entanto, nos platôs a mudança de composição parece ser independente da distância dos rios, indicando um gradiente florístico associado com o nível de alagamento. Neste caso, não a falta e sim o excesso de água, devido aos alagamentos temporários, estaria afetando a estrutura da comunidade. Ao sul do Rio Amazonas o relevo é relativamente plano e mesmo assim foi observado um efeito de textura na variação da comunidade de Araceae, Marantaceae e pteridófitas (Carvalho 2006) e palmeiras (Sousa 2007). As relações entre textura do solo e topografia estão associadas com a formação geológica de cada região e seus efeitos combinados devem ser analisados de forma particular para cada sítio.

4.5 Implicações para Conservação

Planejamentos de conservação dependem do conhecimento da distribuição espacial das espécies e da diversidade em escalas continentais e regionais. Diferentes mapas de vegetação e categorização de ambientes têm sido propostos para a região Amazônica (RADAMBRASIL 1978, Velloso *et al.* 1991, IBGE 2004, Sombroek 2000).

O mapa de vegetação (IBGE 2004) representa um grande esforço e avanço no sentido de categorizar a vegetação brasileira, principalmente por se basear em dados coletados em terra, através do projeto RADAMBRASIL, na década 70. No entanto, este mapa foi gerado com o objetivo de estimar o potencial de exploração dos recursos naturais da região Amazônica, embora possua informações importantes para elaboração de estratégias de conservação. Este mapa foi utilizado na descrição geral dos tipos florestais dos 7 sítios amostrados neste estudo. De maneira geral as classes de cada sítio tiveram alguma relação com os padrões de variação florística de Zingiberales, principalmente se observarmos a

classificação diferenciada da RBU em relação aos sítios do PDB, RFAD, BRDE e BRIG, que juntos pertencem à outra classe. A RBU enquadra-se na classe de Floresta Ombrófila Densa Submontana. No entanto, parte da região da RBU contém elementos florísticos característicos das terras baixas, tornando-se mais próximas floristicamente a esta última. Essa diferença na classificação da RBU deve estar associada com a escala espacial adotada na classificação do IBGE, provavelmente uma escala grosseira. Embora aspectos geomorfológicos tenham sido utilizados para determinar classes de vegetação, a fertilidade do solo em si parece ser o fator causal da diferenciação florística das florestas de terra firme na Amazônia Central. Ou seja, mesmo que duas florestas estejam sobre terrenos com formações geológicas diferentes, a diferença florística entre elas estará relacionada com a diferença de fertilidade do solo sobre estas formações, e não com o simples fato de serem formações distintas.

Diferentemente do mapa do IBGE, Sombroek (2000) propôs um mapa de formações do terreno amazônico (landforms) com o objetivo de auxiliar na elaboração de projetos conservacionistas. Este mapa foi baseado em aspectos do relevo, formação geológica e vegetação para criar um mapa que representasse os padrões de diversidade na Amazônia. No entanto, tanto o mapa de Sombroek (2000), quanto o de IBGE (2004) trazem apenas informação de que duas classes contêm vegetações diferentes, mas não trazem outros tipos de informação como entre quais classes existe uma maior mudança na composição de espécies.

Na Amazônia Ocidental, experiências bem sucedidas de reclassificação de tipos florísticos em florestas de terra firme utilizando variáveis ambientais e grupos taxonômicos específicos, de fácil coleta são publicadas há algum tempo (Tuomisto *et al.* 2003, Thessler *et al.* 2005). Porque não seguir este caminho na Amazônia brasileira? Não só criar mapas de vegetação com uma melhor resolução, mas também identificar graus de mudança florística e preditores ambientais e geográficos destas mudanças são um dos desafios para o futuro da conservação na Amazônia.

5. Conclusões

A densidade de espécies de Zingiberales na escala de parcelas, em florestas de terra firme na Amazônia central e setentrional, apresentou uma relação negativa com a fertilidade do solo, padrão menos frequente encontrado em estudos com plantas. A ausência de uma curva em forma de corcova pode estar relacionado com três aspectos: tamanho do gradiente de fertilidade analisado; ampla escala espacial, onde fatores históricos tem elevada

importância na determinação da riqueza local de espécies; ausência de uma relação linear entre fertilidade do solo, medido por soma de bases trocáveis, e produtividade do ambiente. Por outro lado, foi observada uma relação positiva entre densidade de espécies e o índice de Walsh na escala de sítios, sendo que a remoção do efeito da heterogeneidade ambiental, dada pela amplitude de variação da fertilidade, auxiliou no aumento de explicação do modelo. Neste caso temos um efeito secundário da diversidade beta intra-sítio na densidade de espécies entre sítios.

A utilização do método ISOMAP aumentou consideravelmente a explicação dos modelos de variação florística, em detrimento da abordagem linear. Estes resultados indicam que a baixa percentagem de explicação nos modelos de beta diversidade de plantas observada em florestas tropicais pode estar relacionada principalmente com a utilização de métodos que apresentam limitação na representação de estruturas não lineares, provavelmente devido a saturação dos índices convencionais de dissimilaridade. Embora foi observada uma forte estrutura espacial na variação florística de Zingiberales, a falta de independência entre distância climática e geográfica dificultou a separação confiável de efeitos espaciais endógenos. Novas áreas de amostragem, em futuros estudos, devem ser selecionadas no espaço geográfico com o objetivo de diminuir a correlação entre distância climática e geográfica e contemplar a amplitude máxima das variáveis ambientais. A utilização de variáveis ambientais, como fertilidade e clima, devem ser usadas para o refinamento de mapas já existentes de vegetação e em modelos preditivos de mudança florística na Amazônia, no entanto com mais ênfase na interação entre elas. Outras formas de medir variáveis ambientais importantes para as plantas, como a drenagem dos solos, devem ser elaboradas para inclusão em novos estudos, com o objetivo de desenvolver modelos com maiores poderes preditivos.

6. Referências Bibliográficas

- Abrams, P.A. (1995) Monotonic or Unimodal Diversity-Productivity Gradients: What Does Competition Theory Predict? *Ecology*, 76: 2019-2027.
- Anderson, P., Mori, S.A., Gracie, C. (1997) Heliconiaceae. In: Mori, S.A, Cremers, G., Gracie, C., de Granville, J.J., Hoff, M., Mitchell, J.D. *Guide to the Vascular Plants of Central Guiana. Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons*. NYBG, New York, pp270-273.
- Andersson, L. (1977). The genus *Ischinosiphon* (Marantaceae). *Opera Botanica*. 43: 1-114.
- Andersson, L. (1997). Marantaceae. In: Mori, S.A, Cremers, G., Gracie, C., de Granville, J-J., Hoff, M., Mitchell, J.D. *Guide to the Vascular Plants of Central Guiana. Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons*. NYBG, New York, 276-284pp.
- Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. (2003) Introduction: why macroecology? In: Blackburn, T.M., Gaston, K.J. (Eds). *Macroecology: concepts na consequences*. Blackwell Science Ltd, Oxford, p. 1-14.
- Bradfield, G. E. & Kenkel, N.C. (1987) Nonlinear ordination using flexible shortest path adjustment of ecological distances. *Ecology*, 68: 750-753.
- Brasil. (1978) Projeto RADAMBRASIL. Folha SB.20 Purus; geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação e uso potencial da terra (ed D.N.P.M), Vol. 17, 566 pp.
- Carvalho, F.A. (2006) Diversidade beta no interflúvio Purus-Madeira: determinantes da estrutura das comunidades de Marantaceae, Araceae e Pteridófitas ao longo da BR 319, Amazonas, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas. 87 pp.
- Chase, J.M, Leibold, M.A. (2003) Ecological niches: linking classical and contemporary approach, University of Chicago Press, Chicago, 212 pp.
- Chauvel, A, Lucas, Y., Boulet, R. (1987) On the genesis of the soil mantle of the region of Manaus, Central Amazonia, Brazil. *Experientia*, 43: 234–241.
- Clark, D.B., Palmer, M.W., Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80: 2662-2675.
- Clinebell, R. R., II, Phillips, O., Gentry, A. H., Stark, N., Zuuring, H. (1995) Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation*, 4: 56–90.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G, Chave, J.,Terborgh, J., Foster, R.B. *et al.* (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295: 666-669.
- Costa, F.R.C. (2006) Mesooscale gradients of herb richness and abundance in Central Amazonia. *Biotropica*, 38: 711-717.

- Costa, F.R.C., Magnusson, W.E., Luizão, R.C. (2005) Mesoscale distribution patterns of Amazonian understory herbs in relation to topography, soil and watersheds. *Journal of Ecology*, 93: 863-878.
- Colwell, R.K. & Lees, D.C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends Ecol. Evol.*, 15, 70–76.
- Davidar, P., Rajagopal, B., Mohandass, D., Puyravaus, J.-P., Condit, R., Wright, S.J., Leigh, E.G. (2007) The effect of climatic gradients, topographic variation and species traits on the beta diversity of rain forest trees. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 510-518.
- Daws, M.I., Mullins, C. E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R., Dalling, J.W. (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and soil*, 238: 79-90.
- De'ath, G. (1999) Extended dissimilarity: a method of robust estimation of ecological distances from high beta diversity. *Plant Ecology*, 144: 191-199.
- De'ath, G. (2002) Multivariate regression trees: a new technique for modeling species-environment relationships. *Ecology*, 83: 1105-1117.
- Drucker, D.P., Costa, F.R.C., Magnusson, W.E. (2008) How wide is the riparian zone of small streams in tropical forests? A test with terrestrial herbs. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 65-74.
- Duivenvoorden, J.F. (1996) Patterns of tree species richness in rain forests of the middle Caquetá area, Colombia, NW Amazonia. *Biotropica*, 28: 142–158.
- Duivenvoorden, J.F., Svenning, J.-C., & Wright, S.J. (2002) Beta diversity in tropical rain forests. *Science*, 295: 636-638.
- Duque, A., Sánchez, M., Cavelier, J., Duivenvoorden, J.F. (2002). Different floristic patterns of woody understory and canopy plants in Colombian Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 499-525.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L., Hubbell, S.P. 2005. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447, doi:10.1038/nature05747.
- Engelbrecht, B.M.J., Kursar, T.A., Tyree, M.T. (2005) Drought effects on seedling survival in a tropical moist forest. *Trees*, 19: 312-321.
- Faith, D.P., Ferrier, S. (2002) Linking beta diversity, environmental variation, and biodiversity assessment. *Science*, **296**, [Online] 22 July 2002. <http://www.sciencemag.org/cgi/eletters/295/5555/636#504>.
- Faith, D. P., Minchin, P. R. & Belbin, L. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* 69: 57–68.

- Faith, D.P. & Walker, P.A. (1996) Environmental diversity: on the best-possible use of surrogate data for assessing the relative biodiversity of sets of areas. *Biodiversity and Conservation*, 5: 399–415.
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modeling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, DOI: 10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x, www.blackwellpublishing.com/ddi
- Fortin, M.J., Dale, M. (2005) *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 365pp.
- Gaston, K.J., Evans, K.L, Lennon, J.J (2007) The scaling of spatial turnover: pruning the thicket. In: Storch, D., Marquet, P.A., Brown, J.H. (Eds). *Scaling biodiversity*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 181-222.
- Gentry, A.H. (1988). Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 1-34.
- Gentry, A.H. & Emmons, L.H. (1987). Geographical variation in fertility, phenology, and composition of the understory of neotropical forests. *Biotropica*. 19: 216-227.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2001) Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379–391.
- Haffer, J., Prance, G.T. (2002) Impulsos Climáticos da evolução na Amazônia durante o Cenozóico: sobre a teoria dos Refúgios da diferenciação biótica. *Estudos Avançados* , 46: 175-206.
- Hagberg, M. 1990. The genus *Monotagma* (Marantaceae). Department of Systematic Botany, University of Goteborg. Sweden. Ph.D. Dissertation. 90pp.
- Higgins, M.A., Ruokolainen, K. (2004) Rapid Tropical Forest Inventory: a Comparison of Techniques Based on Inventory Data from Western Amazonia. *Conservation Biology*, 18: 799-811.
- Hubbel, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 375pp.
- Hubbell, S.P., Foster, R. B., O'Brien, S. T., Harms, K. E., Condit, R., Wechsler, B., Wright, S. J., Loo de Lao, S. (1999) Light-gap disturbances, recruitment limitation, and tree diversity in a Neotropical forest. *Science*, 284: 554-557.
- Huston, M. (1980) Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography*, 7: 147-157.

- IBAMA. Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis. *Plano de Manejo da Reserva Biológica do Uatumã*. http://www.ibama.gov.br/siucweb/unidades/rebio/planos_de_manejo/100/html/index.htm
- Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE (2004) *Mapa de Vegetação do Brasil*. 3 ed. http://geoftp.ibge.gov.br/mapas/tematicos/mapas_murais.
- Iron, G. (1978) Soil infertility in the Amazonian rain forest. *Naturwissenschaften*. 65: 515-519.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Clarck, D.B. & Olivas, P. (2006) Effects of mesoscale environmental heterogeneity and dispersal limitation on floristic variation in rain forest ferns. *Journal of Ecology*, 94: 181-195.
- Kennedy, H., Andersson, L. & Hagberg, M. (1998) Marantaceae. In: Harling, G. & L. Andersson, L. (Eds). *Flora do Ecuador*. Goteborg, Sweden: Dept. of Systematic Botany, University of Goteberg, 32: 10-191.
- Kinupp, V. F. & Magnusson, W.E. (2005) Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 1-12.
- Koleff, P. & Gaston, K.J. (2002) The relationships between local and regional species richness and spatial turnover. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 363-375.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70: 966–979.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P.R. (2005) Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data, *Ecological Monographs*, 75: 435-450.
- Legendre, P. & Legendre, L. (2000). *Numerical Ecology*. 3 ed, Elsevier BV, Amsterdam, 853 pp.
- Lichstein, W.J. (2007) Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecology*, 188: 117-131.
- Lleras, A.R. & Cruz, A.P. (2005). *Flórula Del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia*. Missouri Botanical Garden Press, St Louis, 680pp.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Brown, J.H. (2005) *Biogeography*. 3ed. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts, USA, 845pp.
- Luizão, R.C.C., Luizão, F.J., Paiva, R.Q., Monteiro, T.F., Sousa, L.S. & Kruij, B. (2004) Variation of carbon and nitrogen cycling processes along a topographic gradient in a central Amazonian forest. *Global Change Biology*, 10: 592–600.
- Magnusson, W.E; Lima, A.P., Luizão, R., Luizão, F., Costa F.R.C., Castilho, C.V.; Kinupp, V.P. (2005) RAPELD: a modification of the Gentry method for biodiversity surveys in

long-term ecological research sites. *Biota Neotropica*, 5. <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?point-of-view+bn010005022005>.

- Magnusson, W. E. & Mourão, G. (2003) *Estatística Sem Matemática*. Editora Planta, Londrina, 126 pp.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Malden, 253pp.
- Mahecha, M.D., Martínez, A., Gunnar, L., Beck, E. (2007) Nonlinear dimensionality reduction: alternative ordination approaches for extracting and visualizing biodiversity patterns in tropical montane forest vegetation data. *Ecological Informatics*, 2: 138-149.
- Mahecha, M.D., Schmidtlein, S. (2007) Revealing biogeographical patterns by nonlinear ordinations and derived anisotropic spatial filters. *Global Ecology and Biogeography*, DOI: 10.1111/j.1466-8238.2007.00368.x.
- Martínez, R.V. (1997) Flórula de las Reservas Biológicas de Iquitos, Peru. The Missouri Botanical Garden Press, St Louis, 1046pp.
- Mass, P. & Mass-van de Kamer, H. (1997a). Costaceae. In: Mori, S.A, Cremers, G., Gracie, C., de Granville, J-J., Hoff, M., Mitchell, J.D. *Guide to the Vascular Plants of Central Guiana. Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons*. NYBG, New York, pp243-244.
- Mass, P. & Mass-van de Kamer, H. (1997a). Zingiberaceae. In: Mori, S.A, Cremers, G., Gracie, C., de Granville, J-J., Hoff, M., Mitchell, J.D. *Guide to the Vascular Plants of Central Guiana. Part 1. Pteridophytes, Gymnosperms and Monocotyledons*. NYBG, New York, pp371-372.
- McCune, B. & Grace, J.B. (2002) *Analysis of ecological communities*. MJM Software Design, Oregon, 127 pp.
- Mertens, J.(2004) The characterization of select physical and chemical soil properties of the surface soil layer in the 'Reserva Ducke', Manaus, Brazil, with emphasis on their spatial distribution. Bachelor thesis. Humboldt University, Berlin.
- Milliken, W. & Ratter, J. (1998) The vegetation of the Ilha de Maracá. In: Milliken, W. & Ratter, J. (Eds). *The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*. John Wiley & Sons Ltda, Chichester, pp. 71-112.
- Minchin, P.R. (1987). An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69: 87-107.
- Mittelbach, G.G., Steiner, C.F., Scheiner, S.M., Gross, K.L., Reynolds, H.L., Waide ,R.B., Willig, M.R., Dodson, S.I., Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82: 2381-2396.
- Nekola, J.C. & White, P.S. (1999) The distance decay of similarity in biogeography and ecology. *Journal of Biogeography*, 26: 867-878.

- Nelson, W.L.; Mehlich, A.; Winters, E. (1953) The development, evaluation and use of soil tests for phosphorus availability. In: Pierre, W.H., Norman, A.F. (Eds.) *Soil and Fertilizers, Phosphorus in Crop Nutrition. Aponany Monographs*, Academic Press, New York, p. 153–188.
- Normand, S., Vormisto, J., Svenning, J.-C., Grández, C. & Baslev, H. (2006) Geographical and environmental controls of palm beta diversity in paleo-riverine terrace forests in Amazonian Peru. *Plant Ecology*, 186: 161-176.
- Oliveira, A.A. & Daly, D.C. (1999) Geographic distribution of tree species occurring in the region of Manaus, Brazil: implications for regional diversity and conservation. *Biodiversity and Conservation*, 8: 1245–1259.
- Pausas, J.G & Austin, M.P. (2001) Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12: 153-166.
- Phillips, O.L., Vargas, P.N., Monteagudo, A.L., Cruz, A.P., Zans, M.C., Sánchez, W.Z., Yli-halla, M., Rose, S. (2003) Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach. *Journal of Ecology*, 91: 757-775.
- Poulsen, A.D. (1996) Species richness and diversity of ground herbs within a plot of lowland rainforest in northwest Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, 12: 177–190.
- Poulsen, A.D., Tuomisto, H., Balslev, H. (2006) Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian Rain Forest. *Biotropica*, 38: 468-478.
- PPBio – Programa de Pesquisa em Biodiversidade (<http://ppbio.inpa.gov.br/Port/dadosinvent/>).
- Pyke, C.R., Condit, R., Aguilar, S. & Lao, S.A. (2001) Floristic composition across a climatic gradient in a Neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science*, 12: 553–566.
- R Development Core Team, (2005) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. URL: <http://www.R-project.org>
- RADAMBRASIL. (1978). Levantamento de Recursos Naturais (Ministério de Minas e Energia), Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M. (1999) *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-firme na Amazônia Central*. INPA, Manaus, Brazil.
- Ricklefs, R.E. & Schuler, D. eds (1993) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 436 pp.

- Rosenzweig, M.L. & Abramsky, Z. (1993) How are diversity and productivity related? In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, p.13-25.
- Ruokolainen, K. A., Linna, A. & Tuomisto, H. (1997) Use of Melastomataceae and pteridophytes for revealing phytogeographical patterns in an Amazonian rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 13, 243-256.
- Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Macia, M.J, Higgins, M.A., Yli-Halla, M. (2007) Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forests congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology*, 23: 13–25
- Shmida, A. & Wilson, M.V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12: 1-20.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics of biological research*. 3ed., W. H. Freeman and Company, New York, USA, 887 pp.
- Sombroek, W. (2000) Amazon landforms and soils in relation to biological diversity. *Acta Amazonica*, 10: 81-100.
- Sombroek, W. (2001) Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall - Consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forests. *Ambio* 30: 388-396.
- Sousa, T.E.L. (2007) Distribuição de palmeiras (Arecaceae) ao longo de gradientes ambientais no baixo interflúvio Purus-Madeira, Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas. 33pp.
- Souza, M.A. & Forzza, R.C. (1999) Marantaceae. In: J. E. S. Ribeiro; M. Hopkins; A. Vicentini; C. A. Sothers; M. A. S. Costa; J. Brito; M. A. Souza; L. H. P. Martins; L. Lohmann; P. A. C. L. Assunção; E. Pereira & C. F. Silva. Flora da Reserva Ducke: Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra firme da Amazônia Central. INPA, Manaus. Pp. 714-721.
- Swaine, M.D. (1996) Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *The Journal of Ecology*. 84: 419-428.
- Tenenbaum, J.B., Silva, V., Langford, J.C. (2000) A global geometric framework for nonlinear dimensionality reduction. *Science*, 290: 2319-2323.
- ter Steege, H.T, Pitman, N., Sabatier, D., Castellanos, H., der Hout, P.V., Daly, D.C., Silveira, M., Phillips, O., Vasquez, R., van Andel, T., Duivenvoorden, J., Oliveira, A.A., Ek, R., Lilwah, R., Thomas, R., van Essen, J., Baider, C. , Maas, P., Mori, S., Terborgh, J., Vargas, P.N., Mogollón, H., Morawetz, W. (2003) A spatial model of tree a-diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2255-2277.

- ter Steege, H., Pitman, N.C.A., Phillips, O.L., Chave, J., Sabatier, D., Duque, A., Molino, J.F., Prévost, M.F., Spichiger, R., Castellanos, H., von Hildebrand, P., Vásquez, R. (2006) Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature*, 443: 444-447.
- Thessler, S., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Tomppo, E. (2005) Mapping gradual landscape scale floristic changes in Amazonian primary rain forests by combining ordination and remote sensing. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 315-325.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago, p. 13-25.
- Tuomisto, H. & Poulsen, A. (1996) Influence of edaphic specialization on the distribution of pteridophytes in neotropical forests. *Journal of Biogeography*, 23: 283-293.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. (2006) Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. *Ecology*, 87: 2697-2708.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K.; Kalliola, R.; Linna, A.; Danjoy, W.; Rodriguez, Z. (1995) Dissecting amazonian biodiversity, *Science*, 269: 63-66.
- Tuomisto, H.; Ruokolainen, K.; Poulsen, A. D.; Moran, R.C.; Quintana, C.; Cañas, G.; Celi, J. (2002) Distribution and diversity of pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuní national park, Ecuadorian amazonia. *Biotropica*, 34: 516-533.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003). Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, 299: 241-244.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E., Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, 92: 214-229.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., Lima, J.C.A. (1991) Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. *Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística –IBGE*, Rio de Janeiro.
- Vormisto, J., Phillips, O.L., Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Vásquez, R. (2000) A comparison of fine-scale distribution of four plant groups in an Amazonian rainforest. *Ecography*, 23: 349-359.
- Vormisto, J., Svenning, J.-C., Hall, P. & Balslev, H. (2004) Diversity and dominance in palm (Arecaceae) communities in tierra firme forest in the western Amazon basin. *Journal of Ecology*, 92: 577-588.
- Waide, R.B., Willing, M.R., Steiner, C.F., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., Parmenter, R. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257-300.

- Walsh, R.P.D. (1996) Climate. In: P.W. Richards; with contributions by R.P.D. Walsh, I.C. Baillie, and P. Greig-Smith. *The tropical rain forest: an ecological study*. 2^a ed. Cambridge University Press, Cambridge, p. 159-205.
- Weins, J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385 - 397.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J., Field, R. (2001) Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wilkinson, L. (1998) *SYSTAT: Statistics*. SYSTAT, Chicago.
- Williamson, M. H. (1978) The ordination of incidence data. *Journal of Ecology*, 66: 911 - 920.
- Worldclim (2006) www.worldclim.org
- Zobel, M (1997) The relative role of species pool in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 266 - 269.
- Zuquim, G., Costa, F.R.C., Prado, J. (2007) Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. *Revista Brasileira de Biociências*, 5: 360-362.

ANEXO – Lista de *vouchers* depositados nos herbários do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), herbário da Universidade da Columbia Britânica (UBC) e Herbário Nacional da Holanda (NHN), Universidade de Utrecht; * confirmação de Helen Kennedy; ** confirmação de Paul Maas; *** unicas emprestadas ao NHN.

Coletor	n° de coleta	Família	Gênero / Espécies	Determinado por	Local de depósito
Figueiredo, F.O.G.	1	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	3	Marantaceae	Monotagma vaginatum Hagberg	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	6	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	9	Marantaceae	Monotagma breviscapum Hagberg	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	19	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	26	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	27	Marantaceae	Monotagma	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	28	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	32	Marantaceae	Monotagma vaginatum Hagberg	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	44	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Figueiredo, F.O.G.	45	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	46	Marantaceae	Monotagma densiflorum (Koern.)K.Shum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	47	Marantaceae	Calathea zingiberina Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	48	Marantaceae	Ischnosiphon puberulus Loes. var verruculosus (Macbr.)Anderss.	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	49	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	51	Marantaceae	Ischnosiphon arouma (Aubl.)Koern.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	52	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	56	Marantaceae	Ischnosiphon cannoideus Anderss.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	57	Marantaceae	Monotagma laxum (Poepp. & Endl.) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	58	Marantaceae	Monotagma laxum (Poepp. & Endl.) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	60	Marantaceae	Monotagma plurispicatum (Koern.) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	62	Costaceae	Costus scaber Ruiz & Pavón	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	63	Marantaceae	Monotagma plurispicatum (Koern.) K.Schum	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	64	Marantaceae	Monotagma laxum (Poepp. & Endl.) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	65	Marantaceae	Thalia geniculata L.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	66	Zingiberaceae	Renealmia alpinia (Rottb.) Maas	P. Maas	INPA***
Figueiredo, F.O.G.	67	Marantaceae	Ischnosiphon arouma (Aubl.)Koern.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	68	Marantaceae	Calathea elleptica (Roscoe) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA

ANEXO 1 – continuação

Coletor	n° de coleta	Família	Gênero / Espécies	Determinado por	Local de depósito
Figueiredo, F.O.G.	69	Heliconiaceae	Heliconia psittacorum Linnaeus f.	F.O.G. Figueiredo	INPA**
Figueiredo, F.O.G.	71	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	72	Zingiberaceae	Renealmia aromática (Aubl.) Griseb	P. Maas	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	73	Heliconiaceae	Heliconia hirsuta L.f.	F.O.G. Figueiredo**	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	74	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	75	Marantaceae	Ischnosiphon arouma (Aubl.)Koern.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	76	Costaceae	Costus arabicus L.	P. Maas	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	77	Costaceae	Costus arabicus L.	P. Maas	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	78	Marantaceae	Ischnosiphon	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	79	Zingiberaceae	Renealmia guianensis Mass	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	80	Marantaceae	Ischnosiphon	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	81	Costaceae	Costus scaber Ruiz & Pavón	F.O.G. Figueiredo**	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	82	Marantaceae	Calathea taeniosa Jorissenne	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	83	Zingiberaceae	Renealmia floribunda K.Schum.	F.O.G. Figueiredo**	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	84	Marantaceae	Ischnosiphon leucophaeus (P.& E.) Koern.	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	86	Marantaceae	Ischnosiphon petiolatus (Rudge) Anders.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	87	Zingiberaceae	Renealmia floribunda K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	88	Heliconiaceae	Heliconia acuminata Rich	F.O.G. Figueiredo**	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	89	Heliconiaceae	Heliconia acuminata Rich	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	90	Heliconiaceae	Heliconia	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	91	Marantaceae	Monotagma densiflorum (Koern.)K.Shum.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	92	Marantaceae	Heliconia spathocircinata Aristeg.	F.O.G. Figueiredo	INPA***
Figueiredo, F.O.G.	93	Costaceae	Costus spiralis (Jacq.) Roscoe var. spiralis	P. Maas	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	94	Marantaceae	Monotagma ulei K.Schum. Ex Loes.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	95	Costaceae	Costus congestiflorus Rich. Ex Gagnepain	F.O.G. Figueiredo**	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	97	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	98	Costaceae	Costus lasius Loes.	P. Maas	INPA, NHN
Figueiredo, F.O.G.	99	Marantaceae	Calathea altissima Horan.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	100	Marantaceae	Calathea altissima Horan.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	101	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	102	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	103	Heliconiaceae	Heliconia acuminata Rich	F.O.G. Figueiredo	INPA

ANEXO 1 – continuação

Coletor	n° de coleta	Família	Gênero / Espécies	Determinado por	Local de depósito
Figueiredo, F.O.G.	104	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	105	Marantaceae	Calathea altissima Horan	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	106	Marantaceae	Monotagma breviscapum Hagberg	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	107	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	109	Marantaceae	Monotagma tomentosum K.Schum. Ex Loes.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	110	Heliconiaceae	Heliconia psittacorum L.f.	P. Maas	INPA*
Figueiredo, F.O.G.	111	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	112	Marantaceae	Monotagma tomentosum K.Schum. Ex Loes.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	113	Zingiberaceae	Renealmia floribunda K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	114	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	115	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	116	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	117	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	118	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	119	Marantaceae	Calathea sp. nov	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	120	Marantaceae	Calathea sp. nov.	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	121	Marantaceae	Calathea taeniosa Jorissen	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	122	Marantaceae	Calathea taeniosa Jorissen	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	123	Marantaceae	Calathea fragilis Gleason	H. Kennedy	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	125	Costaceae	Costus scaber Ruiz & Pavón	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	128	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	129	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	130	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	132	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	133	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	134	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	135	Marantaceae	Calathea micans (Mathieu) Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	136	Marantaceae	Ischnosiphon	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	137	Marantaceae	Monotagma vaginatum Hagberg	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	138	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	139	Marantaceae	Monotagma densiflorum (Koern.)K.Shum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	140	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA

ANEXO 1 – continuação

Coletor	n° de coleta	Família	Gênero / Espécies	Determinado por	Local de depósito
Figueiredo, F.O.G.	141	Marantaceae	Ischnosiphon	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	142	Marantaceae	Ischnosiphon paryrizinho Anderss.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Figueiredo, F.O.G.	143	Marantaceae	Monotagma lilacinum Hagberg	F.O.G. Figueiredo	INPA
Costa, F.R.C.	1028	Marantaceae	Monotagma laxum K. Schum.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1030	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1031	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1086	Marantaceae	Monotagma laxum K. Schum.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1129	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA, UBC
Costa, F.R.C.	1135	Marantaceae	Ischnosiphon cannoideus Anderss.	F.R.C. Costa*	INPA, UBC
Costa, F.R.C.	1172	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA, UBC
Costa, F.R.C.	1197	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1229	Marantaceae	Calathea elliptica (Roscoe) K.Schum.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1232	Marantaceae	Calathea elliptica (Roscoe) K.Schum.	F.R.C. Costa*	INPA, UBC
Costa, F.R.C.	1237	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1623	Marantaceae	Monotagma laxum K. Schum.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1682	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1311	Marantaceae	Monotagma tomentosum K. Schum.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1312	Marantaceae	Monotagma breviscapum Hagberg	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1348	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1350	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1385	Marantaceae	Monotagma ulei K. Schum. ex Loes	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1406	Marantaceae	Monotagma	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1408	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1409	Marantaceae	Monotagma	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1410	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1424	Marantaceae	Ischnosiphon paryrizinho Anderss.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1430	Marantaceae	Ischnosiphon paryrizinho Anderss.	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1431	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1435	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1460	Marantaceae	Ischnosiphon	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1461	Marantaceae	Calathea	F.R.C. Costa	INPA
Costa, F.R.C.	1476	Marantaceae	Calathea sp. nov	H. Kennedy	INPA, UBC

ANEXO 1 – continuação

Coletor	n° de coleta	Família	Gênero / Espécies	Determinado por	Local de depósito
Zuquim, G.	321	Marantaceae	Ischinosiphon petiolatus (Rudge) Anderss.	F.O.G. Figueiredo*	INPA, UBC
Zuquim, G.	322	Marantaceae	Calathea altissima Horan	F.O.G. Figueiredo	INPA
Zuquim, G.	324	Marantaceae	Calathea elliptica (Ro scoe) K.Schum.	F.O.G. Figueiredo	INPA
Zuquim, G.	326	Marantaceae	Ischinosiphon arouma (Aubl.) Koern	F.O.G. Figueiredo	INPA
Zuquim, G.	327	Marantaceae	Calathea zingiberina Koernicke	F.O.G. Figueiredo	INPA
Zuquim, G.	114	Zingiberaceae	Renealmia guianense	F.O.G. Figueiredo	INPA
Zuquim, G.	115	Marantaceae	Hylaeantho unilateralis (Poepp. & Endl.) A.M.E. Jonker & Jonker	H. Kennedy	INPA, UBC
Santos, B.T.P.	28	Marantaceae	Ischnosiphon	B.T.P.Santos	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	144	Marantaceae	Calathea	F.O.G. Figueiredo	INPA, UBC
Figueiredo, F.O.G.	146	Marantaceae	Monotagma densiflorum (Körn.) K. Schum.	H. Kennedy	INPA